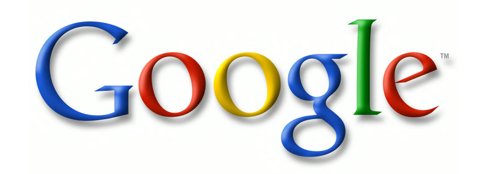
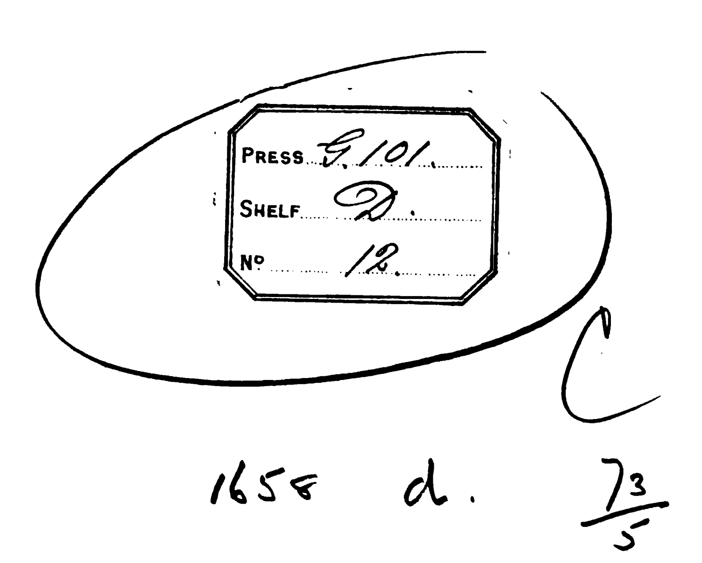
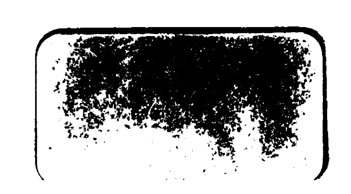







PRESS G.101.
SHELF D.
Nº 12.











STUDIEN

ZUR

BLÄTTERTHEORIE

VON

DR. O. HERTWIG UND DR. R. HERTWIG.

HEFT V.

DIE ENTWICKLUNG DES MITTLEREN KEIMBLATTES DER WIRBELTHIERE.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1883.

DIE ENTWICKLUNG

DES

MITTLEREN KEIMBLATTES

DER WIRBELTHIERE

VON

DR. OSKAR HERTWIG,

O. PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT JENA.

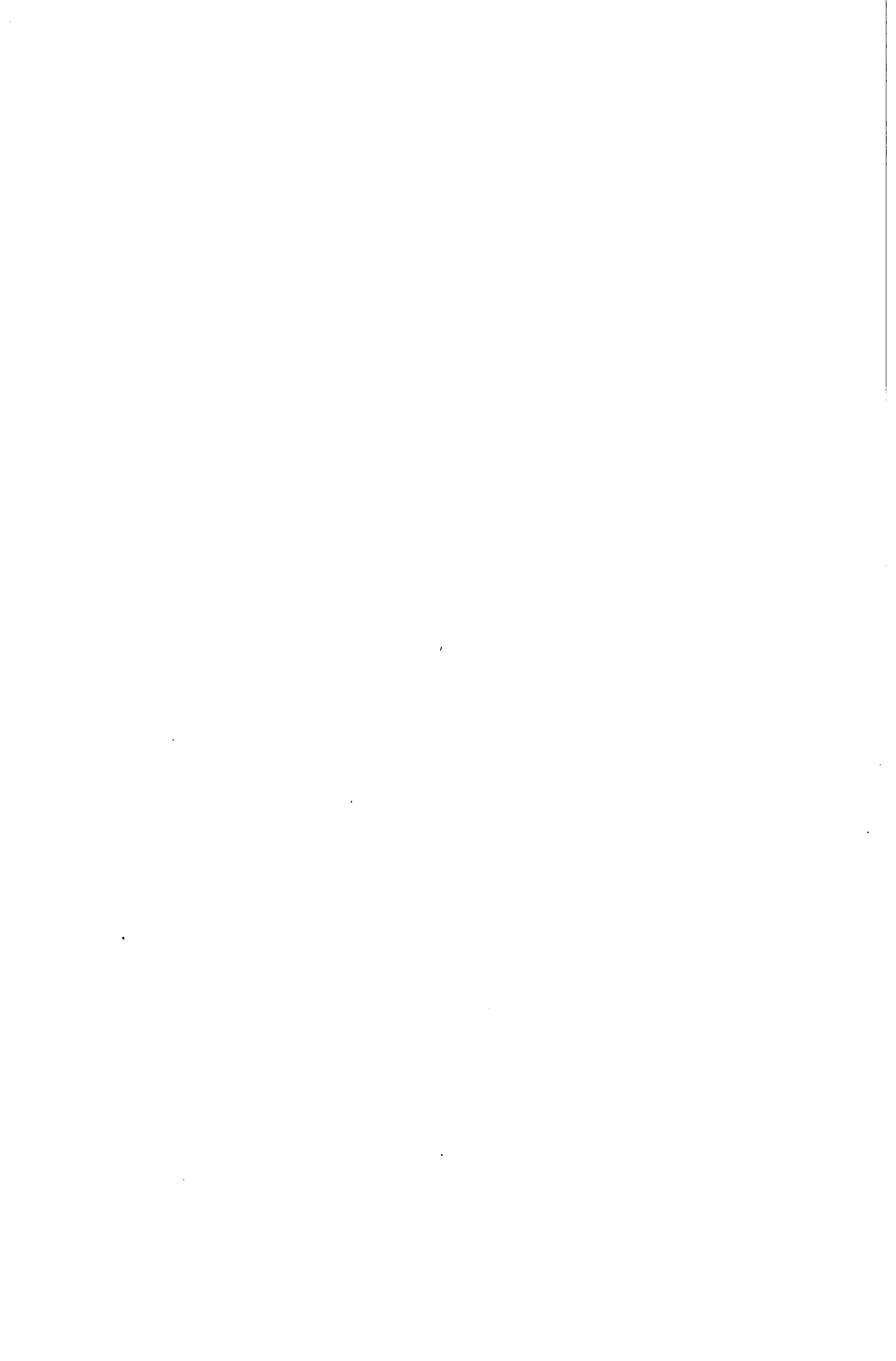
MIT 9 TAFELN.



JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1883.



Inhalt.

In der kürzlich von meinem Bruder und mir herausgegebenen Schrift: „Die Coelomtheorie“ hatte ich die Auffassung durchzuführen gesucht, dass das mittlere Keimblatt sich bei den cranioten Wirbelthieren in ähnlicher Weise wie bei den Chaetognathen, den Brachiopoden und bei dem Amphioxus lanceolatus entwickele, indem es von dem Epithel des Urdarms durch Einfaltung erzeugt werde. Eine nähere Begründung dieses Satzes durch eine Reihe umfassender Beobachtungen hatte ich in Aussicht gestellt. Schon seit längerer Zeit war es mein Plan gewesen, im Hinblick auf die Coelomtheorie die Entwicklung des mittleren Keimblattes in der ganzen Reihe der Wirbelthiere zu verfolgen, um auf dem Wege der Vergleichung festen Boden auf einem Gebiete zu gewinnen, welches in der ganzen embryologischen Literatur zu den widerspruchreichsten gehört. Zu dem Zwecke hatte ich mir sowohl von verschiedenen holoblastischen als auch von meroblastischen Eiern Serien von Entwicklungsstadien zur Untersuchung vorbereitet. Als Vertreter des holoblastischen Typus wurden verschieden weit entwickelte Eier von Petromyzon fluviatilis, von Triton taeniatus und Rana temporaria in Schnittserien zerlegt; als Vertreter des meroblastischen Typus wurden die Eier von Trutta fario gewählt.

Den günstigsten Verlauf nahm meine Untersuchung bei den Amphibien und ganz besonders bei Triton taeniatus, einem Objecte, an welchem schon Scott und Osborn vor einem Jahre so werthvolle Resultate erhalten haben. In der Coelomtheorie haben daher auch die an den Eiern von Triton gemachten Be-

obachtungen meiner Ansicht von der Entwicklung des Mesoblasts der Wirbelthiere zur Grundlage gedient[1]).

Seitdem hat durch die Uebernahme eines neuen Lehramtes meine Arbeitszeit für wissenschaftliche Forschung vorläufig eine erhebliche Einschränkung erfahren, so dass ich nicht bestimmen kann, in wie weit es mir in der nächsten Zeit möglich sein wird, die geplante Untersuchung in ihrem vollen Umfange durchzuführen. Desshalb sehe ich mich veranlasst, den Theil, welcher schon abgeschlossen vor mir liegt und welcher über die holoblastischen Eier der Amphibien handelt, für sich zu veröffentlichen; hoffentlich wird ihm in nicht allzulanger Zeit der zweite Theil, der dann die meroblastischen Eier zum Gegenstand hätte, nachfolgen.

---

[1]) Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Die Coelomtheorie etc. 1881. pag. 54—60.

Oscar Hertwig, Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Medicin und Naturwissenschaft. Jahrg. 1880. Sitzung vom 5. November.

I. Theil. Die holoblastischen Eier.

Das mittlere Keimblatt der Amphibien.

a. Triton taeniatus.

Unter den von mir untersuchten Objecten ist Triton taeniatus ohne Frage zum Studium der Keimblattbildung am meisten geeignet. Verschiedene günstige Bedingungen vereinigen sich, welche in Zukunft gewiss dieses Thier zu einem Lieblingsobjekte der Embryologen machen werden. Von Mai bis Ende Juli sind seine Eier leicht in beliebiger Zahl zu erlangen, sie sind bei geeigneter Behandlung gut zu conserviren und aus den schützenden Hüllen zu befreien. Die Entwicklung der Gastrula, des Mesoblasts, der Chorda, der Urwirbel etc. ist hier noch nicht durch die Ansammlung von Dottermaterial wie bei den Eiern der Anuren beeinflusst und vollzieht sich in einer mehr ursprünglichen Weise, wie dies schon aus den schönen Untersuchungen von Scott und Osborn zu ersehen ist. Alles in Allem verdient Triton den Vorzug vor den Anuren, welchen die Embryologen bisher fast ausschliesslich ihre Aufmerksamkeit geschenkt haben und über welche eine ziemlich umfangreiche Literatur vorhanden ist, während über die Urodelen bis jetzt nur Bambeke[1]), Scott und Osborn[2]) Untersuchungen publicirt haben.

Um von den Tritonen eine Serie von Entwicklungsstadien zu erhalten, kann man zwei verschiedene Verfahren einschlagen.

---

[1]) Bambeke Ch. van. Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie Bd. I. p. 305—380.

Derselbe, Formation des feuillets embryonnaires et de la notocorde chez les urodèles. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2me série. tome L. n° 8. 1880.

[2]) W. B. Scott and H. F. Osborn. On some points in the early development of the common newt. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. 1880 p. 34—61. Tafel IV u. V. Derselbe Aufsatz ist auch erschienen in: Quarterly journal of microscopical science. Vol. XIX. 1879. p. 449—475.

Entweder man sammelt — und so scheinen bisher alle Autoren verfahren zu haben — die Eier, welche von den Weibchen kurze Zeit nach ihrer Gefangennahme einzeln an Wasserpflanzen abgesetzt werden. Man hat hier mit dem Nachtheil zu kämpfen, dass man das Alter der Eier gewöhnlich nicht bestimmen kann, und dass man nach den äusseren Veränderungen der Oberfläche eine Entwicklungsserie sich herstellen muss. Auch hat man Sorge zu tragen, aus den Gläsern die Eier möglichst bald nach der Ablage zu entfernen, da sie sonst von den gefrässigen Tritonen selbst wieder verzehrt werden. Es verdient daher entschieden die andere Methode den Vorzug, Tritoneier auf künstlichem Wege zu befruchten und von Zeit zu Zeit einen Theil derselben einzulegen, deren Alter man dann auf Stunde und Minute genau zu bestimmen in der Lage ist. Man kann so Serien mit beliebig grossen Intervallen herstellen, was für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ein grosser Vortheil ist.

Während bei den Anuren die künstliche Befruchtung sich leicht vornehmen lässt und seit den Zeiten Spallanzani's schon vielmals geübt worden ist, stösst sie bei den Tritonen auf Schwierigkeiten und scheint noch nicht mit Erfolg ausgeführt worden zu sein. Dies rührt daher, dass bei den Anuren eine äussere, bei den Tritonen eine innere Begattung stattfindet, dass dort die Eier im Wasser, hier im Endabschnitt der Ausführwege kurze Zeit vor ihrem Austritt befruchtet werden, dass dort die Spermatozoen im Wasser lange Zeit ihre Lebensfähigkeit behalten, hier sehr rasch verlieren, ehe sie noch die Hülle der Eier durchdringen und die Befruchtung bewirken können. So blieb mir denn auch bei den Tritonen stets der Erfolg aus, der bei den Anuren ausnahmslos eintritt, wenn man die reifen Eier im Wasser mit dem Sperma vermischt. Da das Misslingen offenbar dadurch verursacht wird, dass im Wasser die Spermatozoen absterben, weil sie auf die Flüssigkeit in den Oviducten angepasst sind, so veränderte ich das Menstruum und ersetzte es durch eine an Salzen und Colloidstoffen reichere Flüssigkeit. In der That blieben nun auch die Spermatozoen sowohl in einprocentiger Kochsalzlösung als auch in Serum aus der Bauchhöhle der Tritonen und in verdünntem Humor aqueus eines beliebigen Wirbelthieres längere Zeit beweglich und behielten ihre Fähigkeit zu befruchten. Nach Feststellung dieser Thatsache nahm ich die künstliche Befruchtung in folgender Weise vor.

Eine grössere Anzahl frisch eingefangener männlicher und

weiblicher Tritonen werden getödtet; die Oviducte und die Vasa deferentia werden frei präparirt. Die beiden Oviducte eines Weibchens bergen gewöhnlich 10 reife, von Gallerthüllen umgebene, aber noch unbefruchtete Eier; sie werden in ein Uhrschälchen übertragen und in kleine Stücke zerschnitten, aus welchen die Eier gewöhnlich durch Contraction der Eileiterwandung von selbst herausgepresst, anderen Falles vorsichtig mit Nadeln herausgezogen werden. Man befeuchtet die Eier mit einigen Tropfen einer der oben genannten Flüssigkeiten und bringt sie, wenn man 20—30 Stück in einem Uhrschälchen gesammelt hat, mit dem Sperma in Berührung. Von einem Männchen wird das von Mai bis Juli mit Samen angefüllte Vas deferens freigelegt und auf dem Uhrschälchen in kleine Stücke zerschnitten, aus welchen man die Milch über den Eiern ausfliessen lässt. Man muss dafür sorgen, dass die Samenflüssigkeit überall hindringt, sei es durch öfteres Schütteln des Uhrschälchens oder noch besser dadurch, dass man mit einem in eine capillare Spitze ausgezogenen Glasröhrchen die Milch aufsaugt und tropfenweise über die einzelnen Eier wieder entleert. Darauf bleiben die Uhrschälchen etwa eine halbe Stunde in einer feuchten Kammer stehen und werden zuletzt in eine Schale mit Wasser gesetzt, in welcher nun die weitere Entwicklung ungestört von Statten geht. In wenigen Stunden kann man auf diese Weise in verschiedenen Uhrschälchen an hundert Eier befruchten, die sich nahezu gleichzeitig entwickeln. Nur bei einem sehr geringen Bruchtheile war in meinen Versuchen keine Befruchtung erfolgt und blieb die Entwicklung aus. So habe ich mir verschiedene Entwicklungsreihen hergestellt und kann für jedes einzelne Stadium genau die Stunden angeben, welche seit der Vornahme der Befruchtung verflossen sind.

Scott und Osborn klagen, dass die Conservirung und Präparation der Eier auf Schwierigkeiten stösst. Es sind nämlich die Eier von verschiedenen Hüllen umgeben, welche dem Eindringen der Reagentien einen Widerstand entgegensetzen. Zunächst auf dem Dotter liegt eine ziemlich dünne Dotterhaut, welche leicht einreisst, und auf diese folgen noch Gallerthüllen, welche in einander übergehen und von welchen die innerste die dünnste, aber zugleich die festeste ist. Eine sehr genaue Beschreibung derselben, auf welche hiermit verwiesen wird, hat kürzlich Bambeke gegeben. Die innere feste Gallerthülle schliesst sich nicht unmittelbar an die Dotterhaut an, sondern bleibt von ihr durch einen mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllten Zwischen-

raum getrennt, der bei den einzelnen Eiern in seiner Grösse variirt. Um nun die Embryonen gut zu conserviren, haben Scott und Osborn dieselben in frischem Zustand aus den Gallerthüllen mit feinen Scheeren und Nadeln herauspräparirt und dann erst in Kleinenberg's Picrinschwefelsäure erhärtet. Das ist allerdings eine sehr zeitraubende und mühsame Arbeit, welche oft zu einer Verletzung des Eies führt. Ich habe mir die Conservirung vereinfacht, indem ich die Eier mit ihren Hüllen in ein leicht eindringendes Reagens brachte. Als ein solches betrachte ich ein Gemisch von 2% Essigsäure und 0,5% Chromsäure. Die zweiprocentige Essigsäure macht die Hüllen etwas quellen und tödtet die Zellen rasch ab, worauf sie durch die 0,5% Chromsäure noch mehr erhärtet werden. In 10 Stunden ist die Härtung so weit vorgeschritten, dass die Eier aus der Umhüllung leicht und ohne Schaden zu leiden herausgelöst werden können. Mit einer Scheere schneidet man ein Stück von den Gallerthüllen ab, so dass der Raum, in welchem das Ei liegt, geöffnet wird, und lässt dasselbe aus der Oeffnung austreten, wobei man mit Nadeln nachhilft. Dann werden die Eier nach einander in 70%, 80%, 90% Alcohol übertragen, damit sie von der überschüssigen Chromsäure befreit und noch weiter gehärtet werden. Sie bleiben bei dieser Procedur nicht allein in ihrer Form vollständig unverändert erhalten, sondern lassen auch manche Structurverhältnisse ihrer Oberfläche noch deutlicher als in frischem Zustande wahrnehmen. Ferner färben sie sich in der alcoholischen Boraxlösung von Grenacher auf das vortrefflichste.

Um die Darstellung übersichtlicher zu machen, will ich in der Entwicklung der Keimblätter 4 verschiedene Perioden unterscheiden. Von diesen umfasst die erste Periode die Umbildung der Blastula in die Gastrula, die zweite Periode macht uns mit dem ersten Auftreten des mittleren Keimblattes bekannt, in der dritten Periode entwickelt sich die Chorda dorsalis und löst sich das mittlere Keimblatt von seinem Mutterboden ab, in der vierten Periode endlich differenziren sich die Ursegmente zu beiden Seiten der Chorda.

Erste Periode.

Die Darstellung der ersten Periode hat von der Beschaffenheit der Blastula auszugehen. An derselben sind der animale und der vegetative Pol nicht minder deutlich als an der Blastula des

Froscheies zu unterscheiden, da der erstere etwas bräunlich pigmentirt ist und aus kleineren Zellen besteht, der letztere dagegen pigmentlos, grosszellig und wegen der an ihm stattfindenden massigen Anhäufung der Zellen und seiner grösseren Schwere stets nach abwärts gekehrt ist. Wenn man daher das Ei dreht, so wendet es sich sofort in seine ursprüngliche Lage wieder zurück. Die Furchungshöhle (Taf. II Fig. 1 *F*) ist wie beim Froschei von ansehnlicher Grösse und mit einer eiweissreichen, körnig gerinnenden Flüssigkeit erfüllt. Nach Scott und Osborn soll ihre Wandung nach dem animalen Pole zu nur von einer einfachen Zellenlage gebildet sein und hierin mit der Blastula von Amphioxus und den Cyclostomen übereinstimmen, dagegen von der Blastula des Frosches abweichen, deren Decke zwei bis drei Zellenlagen enthält. Diese Angaben kann ich nicht bestätigen und finde ebenso wie Bambeke keine wesentliche Abweichung vom Froschei. Am animalen Pole besteht die Wandung (Taf. II Fig. 1) aus zwei bis drei Lagen kleiner, unregelmässig cubischer Zellen, nach dem vegetativen Pole zu wird sie zunächst 3—4 Lagen dick und geht dann in eine Zellenmasse *(D)* über, welche hügelartig in die Furchungshöhle hineinragt und sie zum Theil ausfüllt. Die ihr angehörenden Zellen sind grosse, verschieden geformte Körper, welche nach der Eiperipherie zu polygonal und fest an einander gefügt sind, nach innen zu lockerer zusammengehäuft kleine Zwischenräume zwischen sich frei lassen und daher auch mehr kugelige und ovale Formen annehmen. Obwohl alle Zellen der Blastula gleichmässig mit kleinen Dotterplättchen erfüllt sind, wollen wir doch dem Beispiel der übrigen Autoren folgend nur die grossen zu einer Masse angehäuften Elemente am vegetativen Pole als Dotterzellen bezeichnen.

Die Gastrulation erfolgt am zweiten Tage nach der Befruchtung. In einem Falle begann sie bei einer Wassertemperatur von 15 Grad C. nach 46 Stunden, in einem anderen Falle, in welchem die Wassertemperatur auf 20 Grad gestiegen war, trat sie schon in der 30sten Stunde ein.

Die bei der Gastrulation schon äusserlich wahrnehmbaren Veränderungen ergeben drei verschiedene Bilder (Taf. I Fig. 1—3). Zuerst entsteht an der nach abwärts gekehrten Fläche der Blastula (Fig. 1) in einiger Entfernung vom vegetativen Pole, als erstes Anzeichen der beginnenden Einstülpung, eine kleine Grube *(u)*. Um dieselbe schon am lebenden Objecte zu erkennen, muss man die Eier im Wasser umwenden und rasch untersuchen, ehe sie in

ihre alte Lage zurückrotirt sind. Auf einem weiteren Stadium (Fig. 2) — etwa 4—6 Stunden später — ist seitlich vom vegetativen Pole der Kugel eine hufeisenförmig gekrümmte Rinne *(u)* zu bemerken, welche den spaltförmig gewordenen Gastrulamund darstellt. Schon an Embryonen dieses frühen Alters kann man sich vollständig über die verschiedenen Hauptebenen und Axen des zukünftigen Thieres orientiren. Der Gastrulamund bezeichnet das spätere hintere Ende, seine Convexität ist dem Rücken, die Concavität der Bauchseite zugekehrt, an welcher die Dottermasse angehäuft ist; linke und rechte Seite ergeben sich hieraus von selbst [1]). Auf dem dritten Stadium haben sich die beiden Schenkel des Hufeisens ventralwärts genähert; die hufeisenförmige Rinne ist daher jetzt in eine kreisförmige übergegangen (Taf. I Fig. 3*u*). Das sich immer mehr verkleinernde, von der Rinne umgrenzte Feld *(d)* besteht aus Dottermasse, welche auf diesem Stadium der Einstülpung allein noch nicht umwachsen und von aussen daher noch zu sehen ist; es ist der sogenannte Rusconi'sche Dotterpfropf, welcher den Zugang zur Gastrulahöhle bis auf einen kleinen dorsal gelegenen Spalt vollkommen ausfüllt.

Durchschnitte lehren, dass die Einstülpung an einer Stelle beginnt, an welcher der verdünnte Theil der Blastula-Wandung in die Masse der Dotterzellen übergeht (Taf. II Fig. 1—4). Dadurch wird die Gastrula, was eine Eigenschaft aller Wirbelthiere mit Ausnahme des Amphioxus ist, bilateral symmetrisch, indem die Dottermasse ventralwärts zu liegen kommt und dorsale Seite und ventrale Seite von Anfang an einen verschiedenen Character erhalten. Wie Balfour, Scott und Osborn ganz richtig hervorgehoben haben, ist die so früh hervortretende bilaterale Symmetrie der Gastrula auf die Ansammlung des Dottermateriales zurückzuführen.

Den genaueren Vorgang der Gastrulabildung veranschaulichen uns die Figuren 2—4 (Taf. II), welche Serien von Sagittalschnitten durch drei verschiedene Stadien entnommen sind. In Figur 2 ist der Urdarm (*dh*) noch sehr klein, dorsoventral stark comprimirt, und lässt noch neben sich in grosser Ausdehnung die Furchungs-

---

[1]) Die Schnitte, welche man durch das Ei hindurchlegen kann, wollen wir als Sagittal- oder Längsschnitte, als Querschnitte und als Frontalschnitte bezeichnen. Die Längsschnitte verlaufen parallel der Medianebene; die Querschnitte treffen die letztere rechtwinklig, die Frontalschnitte gehen der Bauch- und Rückenfläche parallel.

höhle (*F*) bestehen, welche den vorderen oder den Kopftheil des Eies einnimmt. Die Wandung der Gastrula ist dorsal am dünnsten und setzt sich hier aus zwei Blättern, dem Ektoblast (*Ek*) und dem Entoblast (*En*), zusammen, welche durch einen sehr schmalen Spalt von einander getrennt sind. Die Stelle, wo beide Blätter in einander umbiegen, begrenzt die oben beschriebene hufeisenförmige Rinne und soll als dorsale Urmundlippe (*ld*) bezeichnet werden. Von den beiden primären Keimblättern besteht der Ektoblast aus 2—3, der dickere Entoblast aus 3—4 Zellenlagen. Ventral ist die Gastrulahöhle nur von der Dotterzellenmasse (*D*) begrenzt, an welcher wir jetzt drei Flächen zu unterscheiden haben: eine gastrale, eine zweite der Eioberfläche und eine dritte der Furchungshöhle zugewandte; an jeder treffen wir eine andere Zellenform an. Nach der Furchungshöhle zu schliessen die Zellen locker zusammen und sind theils kugelig, theils oval; nach dem Urdarm sowohl als nach aussen sind sie fest zusammengefügt und gewinnen dort eine langgestreckt cylindrische, hier mehr eine unregelmässig polygonale Form.

Die Zellenschicht, welche die Furchungshöhle nach aussen begrenzt und früher die animale Seite der Blastula bildete, hat eine Veränderung erfahren. Während sie auf dem vorhergehenden Stadium drei Zellen dick war, beginnt sie sich mit dem Eintritt der Gastrulation allmählich vom ursprünglich animalen Pol oder dem zukünftigen vorderen Ende des Embryo aus zu verdünnen. An einem kleinen Theil der Oberfläche finden wir auf dem Durchschnitte nur zwei Lagen von Zellen, welche, unregelmässig gestaltet, meist eine breitere und eine schmälere Endfläche besitzen und mit denselben alternirend keilförmig in einander gefügt sind (Fig. 2).

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium (Figur 3) hat sich der noch immer spaltförmige Urdarm (*dh*) mehr nach vorn auf Kosten der sich verkleinernden Furchungshöhle (*F*) ausgedehnt. Die dorsale Wand hat sich in der Mittellinie verdünnt, da die Entoblastzellen gegen früher kleiner geworden und nur noch in zwei bis drei Lagen angeordnet sind. Am meisten hat sich in Lage und Form die Dotterzellenmasse *D* verändert, welche weit mehr in das Innere des Eies aufgenommen worden ist. Ihre in Figur 2 nach aussen gekehrte Fläche hat sich dadurch, dass ein weiterer Theil zur Begrenzung des Urdarms mit eingestülpt worden ist, erheblich verkleinert. Die Furchungshöhle (*F*) ist enger geworden; denn es hat sich nun auch die zwischen den Zeichen * — *o* gelegene Strecke der eingestülpten Dottermasse dem Ektoblast an-

geschmiegt. Die Masse der Dotterzellen selbst hat sich bei diesen Lageveränderungen in zwei durch eine tiefe Furche getrennte hügelige Partieen gesondert, in eine grössere am Urmund und eine kleinere mehr nach vorn gelagerte. Der Ektoblast hat sich jetzt, soweit als noch die Furchungshöhle erhalten ist, zu einer einfachen Zellenschicht verdünnt. Die Zellen sind nicht mehr unregelmässig geformt und alternirend in einander gekeilt, sondern stellen ein Epithel regelmässiger hoher Cylinderzellen dar. Nach dem Urmund zu ist der Ektoblast noch zweischichtig.

Erst mit dem Schwund der Furchungshöhle können wir die Gastrulabildung als abgeschlossen erklären. Es ist dies Ziel erreicht, wenn der Urmund kreisförmig geworden und der Dotterpfropf allseitig scharf umschrieben ist (Taf. I, Fig. 3). Bei einer derartigen Grenzbestimmung erfordert die Gastrulation zu ihrer Vollendung bei einer Wassertemperatur von 15—20° C. etwa 10—14 Stunden. Der sagittale Durchschnitt (Taf. II, Fig. 4) zeigt uns jetzt die Gastrula in ganzer Ausdehnung zweiblätterig, ohne dass indessen überall Ektoblast und Entoblast gleichmässig fest an einander schlössen. Die in zwei hügelige Partieen gesonderte Dottermasse ist in das Innere des Eies vollständig aufgenommen worden und lässt so nur noch zwei Flächen unterscheiden, eine den Urdarm begrenzende und eine dem Ektoblast zugekehrte. Eine kleine Partie schiebt sich in den Urmund (*u*) hinein, ihn als Dotterpfropf (*d*) verstopfend. Der Urdarm beginnt daselbst als ein enger Spalt (*dh'*), weitet sich aber im Kopftheil des Eies zu einer geräumigen Höhle (dh^2) aus. Der Ektoblast (*Ek*) ist mit Vollendung der Gastrulabildung in ganzer Ausdehnung in eine einzige Schicht gleichmässig hoher, fest an einander schliessender Cylinderzellen umgebildet. Der Entoblast dagegen besitzt verschiedenartigere Zellenformen und eine nach den einzelnen Regionen wechselnde Dicke. An der Decke des Urdarms ist er verdünnt zu einem einfachen Epithel cylindrischer Zellen (*Enc*), welche einen schmalen, mit der zukünftigen Axe des Embryo zusammenfallenden Streifen formiren. Im Bereich des Streifens ist die Gastrulawandung am dünnsten und haften die beiden Keimblätter am festesten an einander. Nach vorn zu werden die Zellen grösser, nehmen mehr eine runde oder ovale Form an, sind in ein oder zwei Lagen locker zusammengefügt und auch dem Ektoblast weniger innig verbunden. Ventralwärts und seitlich dehnt sich die Masse der Dotterzellen aus, die sich durch Theilung nur unerheblich verkleinert haben. Bemerkenswerth ist noch die dorsale Urmundlippe (Taf. II,

Fig. 4 (*ld*)), welche durch Ansammlung kleiner, in mehreren Schichten zusammen gedrängter Zellen wulstförmig verdickt ist.

Während Scott und Osborn über die Entwicklung der Gastrula kurz hinweg gehen, bin ich bei der Beschreibung der einzelnen Stadien länger verweilt, um in den Process der Einstülpung einen Einblick zu gewinnen. Aus den angeführten Thatsachen geht nun klar hervor, dass während der Gastrulaentwicklung eine continuirliche und beträchtliche Oberflächenvergrösserung der Zellenmembran der Blastula stattfindet. Sie äussert sich in einer doppelten Weise: erstens in einer Vermehrung und flächenartigen Ausbreitung der animalen Zellen; ursprünglich in 3—4 Lagen angeordnet, verdünnen sie sich schliesslich zu einer einfachen Cylinderzellenmembran. Da die Verdünnung am animalen Pole sich zuerst und am meisten bemerkbar macht und von hier nach dem vegetativen Pole fortschreitet, so muss fortwährend eine Verschiebung oder ein Wandern der Zellen vom animalen nach dem vegetativen Pole zu erfolgen. Zweitens äussert sich die Oberflächenvergrösserung auch darin, dass sich die Dotterzellen an Zahl vermehren und weiter ausbreiten. Da nun eine irgendwie erheblichere Volumszunahme der Kugel nicht erfolgt, ihr Radius nahezu derselbe bleibt und höchstens um ein Unbedeutendes wächst, so muss eine Einstülpung und eine Verdoppelung der die Kugeloberfläche bildenden Membran die Folge sein. Bei der Einstülpung bilden die vom animalen Pole sich vorschiebenden kleinen Zellen die Decke der Urdarmhöhle, indem sie um den oberen Lippenrand in das Innere wandern, die Dottermasse dagegen liefert die ventralen und seitlichen Theile des Entoblasts. Sie geräth allmählich vollständig in das Innere des Eies dadurch, dass sie um die mit * bezeichnete Stelle (Taf. II, Fig. 1—4) wie um einen festen Punkt rotirt, bis ihre urspüngliche äussere Fläche (Fig. 1—3 *—†) ganz zur Begrenzung der Urdarmhöhle aufgebraucht worden ist. Bei dieser Art der Einstülpung nähert sich die Umschlagstelle * immer mehr der dorsalen Urmundlippe (*ld*) und ergänzt dieselbe zum kreisförmigen Blastoporus (Taf. I, Fig. 3). Die Dottermasse wird also gleichfalls bei der Gastrulation vollständig mit invaginirt.

Zweite Periode.

Noch ehe die Gastrula ganz vollendet ist, also noch vor dem Stadium, welches Fig. 4 darstellt, haben sich im Umkreis des Urmundes schon einige Veränderungen abgespielt, die mit der Ent-

stehung des mittleren Keimblattes zusammenhängen. Dieselben habe ich bis jetzt übergangen, um sie erst bei der Beschreibung der zweiten Periode, welche durch die Entstehung des mittleren Keimblattes characterisirt ist, mit zu besprechen.

Auch während der zweiten Periode erleiden die Eier an der äusseren Oberfläche interessante Veränderungen, welche uns zur Bestimmung ihres Alters einen sicheren Maassstab an die Hand geben (Taf. I, Fig. 4—6). Es bleibt nämlich der Blastoporus (*u*) nur kurze Zeit in seiner runden Form erhalten (Fig. 4); dann wachsen seine Ränder von links und rechts über den Dotterpfropf herüber, bis sie nur noch einen schmalen und tiefen Spalt begrenzen (Fig. 5). Dieser liegt in der Längsaxe des Embryo am aboralen Pol und erhält sich ziemlich unverändert, wodurch es ermöglicht wird, die relative Lage der Organe zum Urmund festzustellen.

Ausser dem Urmundspalt entwickeln sich noch drei weitere Rinnen auf der Oberfläche des Eies. In einiger Entfernung links und rechts von ihm erscheinen zwei kleine halbmondförmige Furchen (*r*), welche sich langsam vergrössern, bis sie ventralwärts unter einander verbunden sind (Taf. I, Fig. 4 u. 5). Sie umgrenzen von der Seite und von unten das Urmundfeld, welches sich später etwas hügelartig über das Niveau der Eioberfläche emporhebt (Fig. 6). Wichtiger ist die andere Bildung (*t*), welche wie die Primitivrinne der amnioten Wirbelthiere verläuft. Nach vorn vom Urmundspalt (*u*) und in geringer Entfernung von ihm senkt sich die Oberfläche des Eies zu einer kleinen Furche ein, die mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt (Taf. I, Fig. 4—6). Anfänglich kurz (Fig. 4) verlängert sie sich mehr und mehr nach vorn und nimmt schliesslich die ganze Dorsalfläche des Eies ein (Fig. 6). Sie soll als Rückenrinne (*t*) bezeichnet werden. Mit dem gleich gerichteten Urmundspalt fliesst sie weder Anfangs noch auch später zusammen, sondern bleibt von ihm durch einen queren Wall (*w*) getrennt, wodurch deutlich bewiesen ist, dass beide Bildungen in ihrer Genese vollkommen unabhängig von einander sind. Da mit der Verlängerung der Rückenrinne nach vorn auch das Ei in eine mehr ovale Form übergeht, ist auf diesem Stadium die Orientirung über Bauch- und Rückenfläche, über vorn und hinten in hohem Grade erleichtert.

Während dieser äusseren Erscheinungen, die einen Zeitraum von 12—15 Stunden für sich in Anspruch nehmen, gehen im Inneren des Eies die wichtigen Veränderungen vor sich, welche das

mittlere Keimblatt in's Leben rufen und welche der hauptsächliche Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sind. Um in dieselben einen vollständigen Einblick zu erhalten, muss man das Ei in quere, frontale und sagittale Schnitte zerlegen. Dabei hat man mit der Schwierigkeit zu kämpfen, dass aus einer Schnittserie immer nur eine geringe Anzahl von Schnitten vollkommen brauchbar ist, da bei dem grösseren Theil wegen der kugeligen Oberfläche des Eies die Zellenschichten nicht genau senkrecht, sondern in höherem oder geringerem Grade schräg durchschnitten werden, was die Deutlichkeit der Bilder beeinträchtigt. Will man von den wichtigen Regionen vollkommene Ansichten erhalten, so muss man entweder mehrere und zwar beim Schneiden verschieden orientirte Eier zerlegen oder man muss während des Schneidens die Schnittrichtung öfters ändern.

Die nächste Umgebung des Blastoporus ist es, in welcher die Entwicklung des mittleren Keimblattes schon vor Ablauf der ersten Periode beginnt. Drei Frontalschnitte (siehe Anmerkung pag. 293), die durch den Blastoporus und seine Umgebung hindurchgelegt worden sind (Taf. II, Fig. 9. Taf. IV, Fig. 6 u. 17), geben uns Aufschluss hierüber. Der in Figur 9 abgebildete Frontalschnitt, welcher gewissermassen ein Pendant zu Figur 4, einem Sagittalschnitt, darstellt, hat gerade in der durch die Linie *c* — *d* (Fig. 4) bezeichneten Richtung den Dotterpfropf (*d*) getroffen, der aus grossen Zellen zusammengesetzt noch aus dem Blastoporus herausragt. Die Urmundlippen, welche denselben so fest einzwängen, dass nicht einmal ein schmaler ringförmiger Spaltraum übrig bleibt (Fig. 9), sind verdickt und bestehen aus zwei am freien Rand in einander übergehenden Membranen, die aus mehreren Lagen kleiner Zellen gebildet sind. Die innere Membran oder der Entoblast des Gastrulamundes hängt nun aber nicht unmittelbar mit der eingestülpten Masse der grossen Dotterzellen (*D*) zusammen, deren Fortsetzung nach Aussen der Dotterpfropf (*d*) ist; vielmehr sehen wir sie in eine mehrfache Lage kleiner Zellen übergehen, die auf dem Durchschnitte als zwei keilförmige Massen erscheinen (Fig. 9 Me^2 Me^1). Die beiden Keile drängen sich nach links und rechts mit ihrem zugeschärften Rande zwischen den Ektoblast (*Ek*) und die grossen Dotterzellen (*D*) hinein, welche den Urdarm (dh^1) ventral begrenzen; sie sind von beiden, namentlich aber vom Ektoblast, durch einen Spaltraum eine Strecke weit gesondert. Nach Innen, nach dem Dotterpfropf (*d*) zu gehen sie in die Masse der Dotterzellen über, die sich hier innerhalb einer schmalen Zone

durch Theilung vervielfältigt haben und durch ihre Kleinheit von den gewöhnlichen grossen Dotterzellen unterschieden sind. Die beiden links und rechts vom Blastoporus entstandenen Anlagen stellen den Mesoblast dar. In denselben sah ich an einzelnen Durchschnitten (Taf. II, Fig. 9) von dem den Dotterpfropf umgebenden Raum (dh^1) einen kleinen Spalt eindringen, so dass die Zellenmasse in ein äusseres oder parietales und in ein inneres oder viscerales Blatt zerlegt wurde, von welchen jedes zwei bis drei Zellen dick ist. Das viscerale Blatt (Me^1) vereinigt sich mit der in lebhafter Zellenvermehrung begriffenen Dottermasse, das parietale (Me^2) dagegen geht an der Urmundlippe in den Ektoblast über.

Von den beiden anderen Schnitten (Taf. IV, Fig. 6 u. Fig. 17) ist der eine in einiger Entfernung vor dem Blastoporus, der andere etwas hinter ihm durch das Ei hindurchgelegt worden. Der Schnitt vor dem Blastoporus (Fig. 6) läuft in einer Richtung, welche durch die Linie $x—y$ in dem Sagittalschnitt (Taf. II, Fig. 4) angedeutet wird. Der Urdarm ist durch zwischengeschobene Dottermasse in zwei Räume getrennt, in eine grosse, ventrale Höhle dh^2, und einen schmalen, dorsal gelegenen Spalt dh^1, welcher nach rückwärts (Taf. II, Fig. 4) mit dem Blastoporus (u) und nach vorwärts mit der grossen Darmhöhle dh^2 communicirt. Der schmale Spalt wird nach oben von einer einfachen Schicht cylindrischer Entoblastzellen (Taf. IV, Fig. 6 *Enc*) begrenzt, welche bald am centralen, bald am peripheren Ende verbreitert sind und mit dem darüber gelegenen gleichfalls aus cylindrischen Zellen bestehenden Ektoblast ziemlich fest zusammenhängen. Letzteres muss besonders hervorgehoben werden, da mit Ausnahme dieser Gegend, welche zum Theil der alsbald sichtbar werdenden Rückenrinne entspricht, der Ektoblast mit den innen liegenden Membranen nur locker verbunden, wenn nicht sogar durch einen kleinen Spaltraum von ihnen getrennt ist. Auf Durchschnitten kann man daher auch leicht die äussere Schicht der Cylinderzellen mit Ausnahme der kleinen dorsalen Partie sehr bequem vom Mesoblast und Entoblast als zusammen hängenden Ring ablösen. Ventral wird der Darmspalt von der grosszelligen Dottermasse umgeben (D), welche wie der Sagittalschnitt (Taf. II, Fig. 4) schön erläutert, in den Urdarm wallartig hineingeschoben ist und ihn in die beiden oben beschriebenen Höhlen zerlegt. Unsere besondere Beachtung aber verdienen an dem vorliegenden Frontalschnitt (Taf. IV, Fig. 6) wieder zwei Streifen kleiner Zellen (Me^1 Me^2), welche links und rechts von der Wandung des Darmspaltes ausgehend sich eine kleine Strecke

weit zwischen Ektoblast und Dottermasse, von beiden durch einen Zwischenraum deutlich getrennt, hinein schieben. Sie entsprechen offenbar den auf Taf. II, Fig. 9 schon aufgefundenen Mesoblaststreifen, in welche sie, wie die Verfolgung der Schnittserie ergiebt, auch übergehen. Im Vergleich zu diesen sind sie aber unansehnlicher geworden, da sie nur 2 bis 3 Lagen kleiner ovaler Zellen enthalten. Während nun die beiden Mesoblaststreifen unserer Figur allseitig gut abgesondert sind, hängen sie nach der Mittellinie zu mit der Epithelbegrenzung des Urdarms zusammen. Die äussere oder parietale Zellenschicht (Me^2) geht in das dorsale Cylinderepithel (*Enc*), die viscerale Schicht (Me^1) in die Dotterzellen (*D*) über, welche den Darmspalt (dh^1) nach unten abschliessen. Aehnliche Bilder beobachtet man noch auf den nächst folgenden Schnitten, dann aber ändert sich das Bild, indem etwas weiter nach dem Kopfende des Eies zu der Mesoblast schwindet und die beiden primären Keimblätter sich unmittelbar berühren.

Was endlich den dritten hinter dem Blastoporus angefertigten Schnitt anbetrifft, so hat derselbe (Taf. IV, Fig. 17) gerade die Umschlagstelle des Ektoblasts in die Dottermasse getroffen in einer Richtung, welche durch die Linie *ab* in Figur 4 der Tafel II angedeutet wird. Man sieht Ektoblast und Dottermasse, welche anderswo durch einen Spalt getrennt sind, eine Strecke weit verschmolzen und die Dottermasse in grosser Ausdehnung in kleine Elemente von der Grösse der Mesoblastzellen zerfallen. Auf einem weiteren Schnitt, der nicht mit dargestellt wurde, ist die Verschmelzungsstelle kleiner geworden, dann wird die Trennung überall eine vollständige. Die Zone kleiner Zellen im Dotter wird immer beschränkter und verliert sich rasch vollständig, so dass in kurzer Entfernung vom Blastoporus dem Ektoblast ausschliesslich grosse Dotterzellen anliegen.

An etwas älteren Eiern, an denen die Rückenrinne mehr und mehr in Ausbildung begriffen ist, macht auch die Entwicklung des Mesoblasts rasche Fortschritte und liefert auf Frontal- und Sagittalschnitten klare und überzeugende Bilder.

Der auf Tafel II dargestellten Figur 9 des vorhergehenden Stadiums entspricht der daneben gezeichnete Durchschnitt Figur 10, welcher gleichfalls durch den Gastrulamund (*u*) hindurchgelegt ist. Der letztere ist hier schon zu einem schmalen Längsspalt verengt, in welchen noch ein Rest des Dotters in einen dünnen Zipfel (*d*) ausgezogen hineinragt.

Links und rechts vom Urmund nehmen die beiden Mesoblast-

massen (*Me*[2] und *Me*[1]) ihren Anfang und sind schon um die halbe Circumferenz des Eies herumgewuchert; sie lassen jetzt ebenso deutlich wie früher erkennen, dass sie sowohl vom einschichtigen Ektoblast (*Ek*) als auch vom Entoblast (*En*) durch einen oft ziemlich weiten Spalt scharf geschieden sind und mit ihnen nur an einer beschränkten Stelle, am Urmund, zusammenhängen. Hier gehen sie erstens in den verdickten Entoblast der Urmundlippen und zweitens in die Dottermasse über, die sich in den oben erwähnten Zipfel verlängert. Auch konnte ich meistens auf meinen Durchschnitten den spaltförmigen Anfangs-Theil des Urdarms (*dh*[1]), welcher zwischen den Gastrulalippen (*ls*) und dem Dotterzipfel (*d*) gelegen ist, sich in die beiden Mesoblastmassen eine Strecke weit hinein verlängern und dieselben in zwei Blätter (*Me*[2] und *Me*[1]) zerlegen sehen. Im Vergleich zu früheren Stadien sind die Mesoblastzellen durch Theilung kleiner geworden und heben sich dadurch um so besser von den viel grösseren Dotterzellen des Entoblasts (*D*) ab.

Der eben beschriebenen Figur schliessen sich die in verschiedener Entfernung vor dem Gastrulamund hindurchgelegten Schnitte an, welche mehreren Schnittserien durch gleich weit entwickelte Eier entnommen sind (Taf. IV Fig. 15 u. 4. Taf. II Fig. 11. Taf. III Fig. 1 u. 2).

Der auf Taf. IV Fig. 15 abgebildete Schnitt hat gerade den oben erwähnten Wall (Taf. I Fig. 4 *w*) getroffen, durch welchen der spaltförmige Urmund und die Rückenrinne getrennt werden. Der Wall (*w*) springt etwas über die Kugeloberfläche des Eies hervor und ist links und rechts von zwei Furchen (*r*) umgrenzt, die uns schon bei Betrachtung der Eioberfläche in die Augen fielen. Er bildet die Decke des nahe an seiner Ausmündung spaltförmigen Urdarmes (*dh*[1]) und besteht aus 2 nur wenig von einander gesonderten Blättern, dem einschichtigen Ektoblast und dem Entoblast (*Enc*), der aus mehreren Lagen spindelförmiger Elemente zusammengesetzt wird. Die untere Fläche des Urdarms wird von 4—6 Lagen Dotterzellen (*D*) gebildet, die von der ventralen Hauptmasse des Dotters als eine Barrière zwischen den Anfang und den erweiterten Theil des Urdarms hinein geschoben sind (Taf. II Fig. 4). Die links und rechts gelegenen beiden Mesoblaststreifen (*Me*) sind jetzt nur 2—3 Zelllagen dick und sind von ihrer Umgebung allseitig gut abgegrenzt bis auf die beiden Winkel des Darmspaltes, wo sie einerseits mit dem

dorsalen, andererseits mit dem ventralen Entoblast an den mit Sternchen * bezeichneten Punkten zusammenhängen.

Auf einem der nächst folgenden Schnitte (Taf. IV Fig. 4) ist der Anfang der Rückenrinne (*t*) getroffen. In ihrem Bereich ist die Decke des Urdarms stark verdünnt, weil der in Figur 15 noch mehrschichtige Entoblast auf eine einfache Schicht hoher cylindrischer Zellen (*Enc*), welche an das äussere Keimblatt direct angrenzen, reducirt ist. Das zur Abbildung gewählte Präparat ist auch in sofern von Interesse, als gerade das Ende der Dottermasse (*D*) durchschnitten ist, welche als Wulst vorspringend den Urdarm in eine spaltförmige und in eine geräumige Höhle scheidet. Der vorgeschobene Wulst ist auf der linken Seite noch mit der Darmwand verbunden, während er rechts mit abgerundeter Oberfläche frei in den Urdarm hineinragt, dessen spaltförmiger (dh^1) und erweiterter Theil (dh^2) somit in Communication zu treten beginnen. Die Beschreibung des Mesoblasts kann hier übergangen werden, da die Verhältnisse genau dieselben sind wie auf den durch die Mitte der Rückenrinne geführten Schnitten, welche wir nunmehr nach 3 verschiedenen Abbildungen (Taf. II Fig. 11, Taf. III Fig. 1 u. 2) ausführlich beschreiben wollen.

An zwei Schnitten ist die Rinnenbildung (*t*) nur schwach angedeutet, auf dem dritten (Taf. III Fig. 2) ist sie ziemlich tief, und springt in Folge dessen die Decke des Urdarms, welcher sich jetzt zu einer grossen Höhle im Innern des Eies ausgeweitet hat, entsprechend nach Innen leistenartig vor. Im ganzen Bereich der Rückenrinne stossen die beiden primären Keimblätter unmittelbar zusammen, sind ziemlich innig unter einander verbunden und bestehen ein jedes in ganz gleicher Weise aus einer einzigen Lage hoher cylindrischer Zellen. Links und rechts von der Rückenrinne ist der Mesoblast gebildet und zugleich auch der Character des Entoblasts ein total veränderter. An Stelle der 2 Blätter sind plötzlich 4 deutlich gesonderte Zellenlagen getreten, von welchen die äussere und die innere den Ektoblast (*Ek*) und den Entoblast (*End*), die beiden mittleren das parietale und das viscerale Blatt des Mesoblasts (Me^2 u. Me^1) darstellen. Der Ektoblast allein bietet dasselbe Aussehen wie an der Rückenrinne dar, dagegen besteht keines der drei übrigen Blätter aus Cylinderzellen, wie der Entoblast der dorsalen Mittellinie.

Der seitlich den Urdarm begrenzende Entoblast (Taf. II Fig. 11 u. Taf. III Fig. 1 *End*) zeigt uns ganz anders geformte, etwas grössere, unregelmässig polygonale Elemente, ähnlich den

Elementen, aus denen auch die Dottermasse zusammengesetzt ist, die beiden Blätter des Mesoblasts dagegen enthalten, wie auf den schon früher beschriebenen Stadien, kleinere, ovale, locker zusammenhängende Zellen; sie haben sich jetzt etwa über die obere Hälfte des kugeligen Eies ausgedehnt und sind überall nach aussen und nach innen durch einen scharfen Contour vom Ektoblast und Entoblast getrennt bis auf die wichtige und beachtenswerthe Stelle zu beiden Seiten der Rückenrinne, wo ein Zusammenhang und zwar in folgender Weise stattfindet. Die Cylinderzellen des dorsalen Entoblasts (Taf. III Fig. 1 *Enc*) werden nach der Seite zu plötzlich etwas niedriger und bilden so einen Uebergang zu den cubischen und ovalen Zellen des parietalen Blattes (Me^2) des Mesoblasts, welche sich eng an sie anschliessen. Die viscerale Mesoblastlamelle (Me^1) aber steht mit dem seitlichen Entoblast (*End*) in Beziehung, indem sie in denselben scharf umbiegt. Der Umschlagsrand (*) liegt zum Theil den Cylinderzellen des dorsalen Entoblasts an ihrem Uebergang in das parietale Blatt des Mesoblasts fest an, zum Theil bedingt er auf der Innenfläche des Eies nach dem Urdarm zu einen kleinen Vorsprung (*). Wir sehen also an dieser Stelle — und das ist das besonders Bemerkenswerthe, — dass der aus Cylinderzellen bestehende dorsale Theil (*Enc*) und der aus grösseren polygonalen Zellen bestehende seitliche Theil des Entoblasts (*End*) nicht unmittelbar an einander schliessen und einer in den andern übergeht, sondern dass beide durch die Mesoblastentwicklung von einander getrennt sind.

Für die Richtigkeit einer derartigen Auffassung scheinen mir ausser anderen noch später zu erwähnenden Verhältnissen ganz besonders einige Präparate zu sprechen, an welchen eine Lockerung der einzelnen normaler Weise fest zusammenschliessenden Zellschichten durch den Zug des Rasirmessers beim Schneiden bewirkt worden war. Ein derartiger schadhafter, aber deswegen doch immer lehrreicher und für Manches beweiskräftiger Schnitt ist aus einer Anzahl anderer zur Abbildung (Taf. III Fig. 2) gewählt worden. Wir sehen jetzt vom Urdarm (*dh*) aus jederseits einen Spalt in die paarigen Anlagen des Mesoblasts hineinreichen und seine beiden Zellenschichten trennen, ebenso trennt der Spalt auch den unter der Rückenrinne (*t*) gelegenen Entoblast von dem seitlichen grosszelligen Theil. An den künstlich getrennten Theilen erkennt man jetzt besser die zusammengehörigen Zellenlagen. So bilden die Cylinderzellenschicht des Entoblasts (*Enc*) und die beiden parietalen Blätter des Mesoblasts (Me^2) zusammen eine

einzige, an das äussere Keimblatt angrenzende Schicht, in welcher nur auf der linken Seite eine Lockerung der Elemente herbeigeführt worden ist. Sie stellen die obere Wand des Urdarms und der von ihm ausgehenden beiden Spalten dar. Auf der andern Seite schliessen die visceralen Blätter des Mesoblasts (*Me*[1]) und die seitlichen grosszelligen Theile des Entoblasts (*End*) an einander und vereinigen sich zu zwei Falten, deren Umschlagsränder die Communicationen zwischen dem Urdarm und den 2 künstlich bewirkten Spalträumen im mittleren Keimblatt begrenzen.

Die durch Zug getrennten und histologisch differenten Zellschichten unterscheiden sich auch durch ihre fernere Bestimmung. Wie sich bei Beschreibung der dritten Periode ergeben wird, entwickelt sich aus dem unter der Rückenrinne gelegenen Streifen der cylindrischen Zellen die Chorda dorsalis, aus den grossen, polygonalen Elementen des Entoblasts dagegen die gesammte epitheliale Auskleidung des Darmcanales. Wir wollen daher der bequemeren Verständigung wegen in Zukunft die beiden den Urdarm umschliessenden Abtheilungen des Entoblasts kurzweg im Hinblick auf die aus ihnen hervorgehenden Organe als Chordaentoblast (*Enc*) und als Darmentoblast (*End*) bezeichnen. Von den beiden Zellschichten des mittleren Keimblattes wird die eine zum Hautfaserblatt, die andere zum Darmfaserblatt.

Einen weiteren Einblick in die Vertheilung und in den Zusammenhang der Zellmassen liefern Sagittalschnitte, von welchen drei aus 2 verschiedenen Serien zur bildlichen Wiedergabe ausgewählt worden sind (Taf. II, Fig. 5, 6 u. 7). Fig. 5 stellt einen genau durch die Mitte des Eies geführten Sagittalschnitt dar. Er zeigt uns am hintern Ende des Embryo den kleinen Urmund (*u*), welcher in den spaltförmigen Theil des Urdarms (*dh*[1]) führt. Der letztere wird von der geräumigen Urdarmhöhle (*dh*[2]) durch eine wulstförmige Verdickung der ventralen Dottermasse getrennt. Die ganze vordere und obere Wand des Urdarms besteht nur aus 2 Lagen von Zellen, die, wie wir schon an Querschnitten gesehen haben, im Bereich der Rückenrinne cylindrisch sind und von welchen die innere als Chordaentoblast (*Enc*) bezeichnet wurde. Nach vorn wandeln sich die Cylinderzellen des Chordaentoblasts in grössere cubische und polygonale Dotterzellen um, die erst in einer, dann in 2 und 3 Schichten angeordnet sind und so einen Uebergang zu der ventralen Dottermasse vermitteln. Ebenso hören sie in einiger Entfernung vom Urmund auf und werden zu kleinen, mehr spindeligen Elementen, welche

in mehreren Lagen angeordnet die Verdickung der oberen Urmundlippen (*ld*) mit hervorrufen. Es stimmen somit diese Befunde vollkommen mit den entsprechenden Querschnitten durch die verschiedenen Regionen des Eies überein (Taf. II, Fig. 11. Taf. IV, Fig. 4 u. 15).

In unserer Abbildung schiebt sich ferner eine kleinzellige Partie ventral vom Urmund in Form eines Keils *(Mev)* zwischen Ektoblast und Dottermasse *(D)* hinein und hängt mit beiden nur an ihrem Ursprunge zusammen, in einer Gegend, in welcher sich die Dotterzellen durch geringere Grösse auszeichnen und offenbar in Wucherung begriffen sind. Die kleinzellige Masse ist auch auf Frontalschnitten gut zu sehen, welche unterhalb des Gastrulaspaltes von mir angefertigt, aber nicht mit abgebildet worden sind. Sie erscheint hier in der Gestalt einer Mondsichel mit zugeschärften Rändern und wird, wenn wir uns vom unteren Rande des Urmundes in der Schnittserie entfernen, sowohl nach dem Ektoblast als nach der Dottermasse zu scharf abgegrenzt. Wir werden dieselbe als einen Theil des mittleren Keimblattes deuten müssen, welcher sich auf dem vorliegenden Stadium seitlich und rückwärts vom Urmund eine Strecke weit auszubreiten beginnt.

Der zweite zur Darstellung gelangte Sagittalschnitt (Taf. II Fig. 6) ist in geringer Entfernung von der Mittellinie durch das Ei hindurchgeführt worden und zwar, wie ich glaube, ein klein wenig schräg, so dass er sich nach hinten der Sagittalebene etwas nähert und sich nach vorn von ihr entfernt. Nach hinten ist daher noch die Gegend der Rückenrinne und des Chordaentoblasts *(Enc)*, nach vorn dagegen schon die Anlage des Mesoblasts der einen Seite mit getroffen. Dort wird die Decke des Urdarms aus zwei Lagen cylindrischer Zellen, hier aus vier Blättern gebildet; dieselben sind ebenso wie an dem Querschnitt (Taf. III Fig. 1) beschaffen und verbinden sich auch an der Stelle, wo der zweiblätterige und der vierblätterige Theil der Decke des Urdarms zusammenstossen *(*)*, in der früher angegebenen Weise. Die für das Verständniss der Entwicklung des mittleren Keimblattes überaus wichtige Stelle ist noch einmal bei stärkerer Vergrösserung auf Taf. IV Fig. 16 abgebildet worden. Deutlich sieht man an ihr die Cylinderzellen des Chordaentoblasts *(Enc)* in das parietale Blatt des Mesoblasts *(Me^2)* übergehen, während der aus polygonalen Zellen zusammengesetzte Darmentoblast *(End)* sich in das viscerale Blatt *(Me^1)* umschlägt. Ferner kann man sich an dem Sagittalschnitt (Taf. II Fig. 6) davon überzeugen, dass an

der Kopfregion des Eies die Mesoblastanlage aufhört und der einschichtige Entoblast nun wieder unmittelbar an den Ektoblast anstösst. Was dann endlich noch die Umgebung des Urmundes anbetrifft, so ist auf unserem Präparate gerade eine seitliche als Verdickung erscheinende Urmundlippe *(ls)* getroffen; auch ist die ventral vom Urmund erfolgende Ausbreitung des Mesoblasts *(Mev)* zu sehen. Dieselbe bietet einen ähnlichen Befund wie in der neben stehenden Figur 5 dar, indem sie von einer Wucherungszone in der Dottermasse und der verdickten Urmundlippe ausgehend sich keilförmig und von ihrer Umgebung deutlich abgesondert nach abwärts erstreckt.

Von der Sagittalebene noch weiter entfernt ist der dritte Schnitt (Taf. II Fig. 7). In der ganzen Circumferenz des Eies ist der Ektoblast von den nach innen gelegenen Zellschichten vollkommen geschieden bis auf die Stelle, welche der seitlichen Urmundlippe *(ls)* entspricht, wo sich der Ektoblast nach innen in den Entoblast umschlägt. Hier bemerkt man in der an dem hinteren Ende des Eies angehäuften Zellenmasse einen spaltförmigen Hohlraum *(dh^1)*, welcher nichts anderes als der seitliche Theil des Urdarms ist. Er verläuft dorsoventral und wird nach aussen von den kleinen Zellen der Urmundlippe, nach innen von 3—4 Lagen Dotterzellen umgeben. Von seinen beiden Winkeln *(*)* geht ein dorsaler und ein ventraler Mesoblaststreifen aus, dessen Zellenmassen einerseits von der Dotteransammlung, andererseits von dem inneren Blatt der seitlichen Urmundlippen abstammen. Sonst stehen die beiden Streifen ausser jeder Beziehung zu den anliegenden Keimblättern.

Auf den weiter folgenden Schnitten ist der spaltförmige Theil des Urdarms verschwunden. Man nimmt dann an der hinteren und oberen Region des Eies einen einzigen zusammenhängenden, sichelförmigen Mesoblaststreifen wahr, der sich von den beiden primären Keimblättern nun überall durch einen glatten Contour absetzt.

G e s c h i c h t l i c h e s. Ueber die Veränderungen, welche das Tritonei in der zweiten Entwicklungsperiode zu durchlaufen hat, handeln die schon erwähnten verdienstvollen Untersuchungen von S c o t t und O s b o r n sowie von B a m b e k e. Durch dieselben sind bereits manche für die Entwicklung des mittleren Keimblattes wichtige Thatsachen festgestellt, aber auch manche Verhältnisse entweder falsch beurtheilt oder übersehen worden, woher es kömmt, dass ich in der ganzen Auffassung der Entwicklungsvorgänge in

der zweiten Periode in nicht unwesentlichen Punkten von ihnen differire.

Die bei Flächenbetrachtung schon sichtbare Rückenrinne wird von Scott und Osborn als Medullarfurche bezeichnet (pag. 41 u. Taf. IV Fig. 4). Dem gegenüber bemerkt Bambeke mit Recht, dass beide Bildungen etwas Verschiedenes seien, dass die Medullarfurche erst später erscheine, da man unter ihr nur die breitere von den Medullarwülsten umschlossene Vertiefung verstehen könne. Hierbei wirft er die Frage auf, ob die Rückenrinne der Amphibien (sillon median) und die Primitivrinne der Vogelembryonen vergleichbar seien, ohne sie indessen zu beantworten oder in eine nähere Discussion des Gegenstandes einzutreten. „Je soulèverai maintenant, bemerkt Bambeke, mais seulement à titre d'hypothèse, la question de savoir, si le sillon médian n'est pas l'homologue de celui qui, chez vertébrés supérieurs, est situé en arrière du sillon dorsal, je veux dire du sillon primitif. Les sillons primitif et dorsal ou médullaire, superposés en quelque sorte chez les Batraciens (le dorsal étant toutefois plus étendu en avant et le primitif étant en géneral d'autant plus développé qu'on s'éloigne davantage de l'extrémité céphalique) seraient venus se placer, chez les vertébrés supérieurs, à la suite l'un de l'autre.“ Ich habe mir die Frage gleichfalls vorgelegt und glaube mich dahin aussprechen zu müssen: Wenn die Primitivrinne der Vögel, wie jetzt vielfach angenommen wird (Gasser, Rauber, Braun), als Verschlussstelle des Urmundes angesehen werden muss, so entspricht sie dem Blastoporus der Amphibien, welcher später ebenfalls zu einem kurzen Längsspalt auswächst (Taf. I Fig. 5 u. 10), dann aber kann sie nicht mit der Rückenrinne der Tritonen verglichen werden. Denn die letztere bildet sich vor dem Blastoporus, in einer Gegend, wo derselbe niemals gelegen hat, und ist von Anfang an durch einen Wulst von ihm getrennt. Das ist der Grund, warum ich den Namen Primitivrinne nicht für sie gewählt habe.

Die Rückenrinne der Tritonen scheint mir nun in einfachster Weise sich aus der paarigen Entwicklung des Mesoblasts erklären zu lassen. Wenn die beiden Mesoblaststreifen vom Urmund aus links und rechts von der Mittellinie nach vorwärts wachsen, drängen sie die beiden primären Keimblätter nach aussen und innen von einander, wölben sie hervor und bewirken eine Verdickung der Wandung des Eies, in welcher der verdünnt bleibende Streifen als eine Rinne erscheinen muss. Bis in den Blastoporus aber reicht die Rinne desswegen nicht hinein, weil die obere Urmund-

lippe verdickt ist und so als ein Querwulst zwischen beide dazwischen tritt.

Am meisten bedürfen der Besprechung die Anschauungen, zu welchen Scott, Osborn und Bambeke über die Entwicklung des mittleren Keimblattes gelangt sind. Denn sie berühren einen Gegenstand von hoher allgemeiner Bedeutung. Scott und Osborn haben nun zuerst die wichtige Thatsache ermittelt, welche von Bambeke bestätigt worden ist, dass bei den Tritonen der Mesoblast in der Form von zwei Streifen angelegt wird, welche in der Mittellinie durch eine einfache Schicht cylindrischer Entoblastzellen getrennt werden. Im Anschluss an die Anschauungen Balfour's lassen sie die beiden Streifen schon während der Gastrulation gleichfalls durch Einstülpung vom Urmund aus gebildet werden. Auch Bambeke fasst den Vorgang in derselben Weise auf, indem er bemerkt: Le rôle de l'invagination dans la formation du mésoblaste me paraît incontestable.

In soweit befinden wir uns alle in voller Uebereinstimmung, dagegen gehen unsere Beobachtungen in folgenden nicht unwichtigen Punkten weit auseinander. Nach Scott und Osborn soll das Wachsthum des Mesoblasts zum Theil durch Zelltheilung in den beiden zuerst angelegten Streifen veranlasst werden, zum grössten Theil aber auf Kosten der Dottermasse geschehen, in der Weise, dass sich von ihr grosse quadratische Zellen ablösen, sich weiter vermehren, sich zu dem Mesoblast hinzugesellen und an den Seiten des Eies nach abwärts wachsen. „The invagination mesoblast", erklären die beiden Forscher in der Zusammenfassung am Schluss ihrer Arbeit, „is supplemented by other cells, which split off from the yolk hypoblast".

Diese zweite Art des Wachsthums glaube ich mit Entschiedenheit in Abrede stellen zu müssen. An den sehr zahlreichen von mir angefertigten Schnitten habe ich ein an den Seiten stattfindendes Abspalten von Dotterzellen nicht beobachten können, stets musste ich zwischen Mesoblast und Entoblast eine deutliche Trennung mit Ausnahme der früher angeführten Stellen constatiren. Auch Bambeke betrachtet „die Fortentwicklung des Mesoblasts aus Dotterzellen als zweifelhaft, ohne sie indessen mit Bestimmtheit in Abrede stellen zu wollen". Er glaubt vielmehr, worin ich ihm ganz beistimme, dass man eher „eine Wanderung der eingestülpten Zellen als Ursache für die Ausbreitung des Mesoblasts zulassen könne".

Einen zweiten wesentlichen Differenzpunkt zwischen Scott,

Osborn und mir finde ich darin, dass jene den Mesoblast zu beiden Seiten der Mittellinie als eine einfache Lage schmaler Zellen beginnen und den Chordaentoblast sich direct an die nach innen von den Mesoblaststreifen gelegenen quadratischen Entoblastzellen anschliessen lassen (just below the tow slight folds on either side of the medullary groove the mesoblast begins to intervene as a single layer of small cells. Beneath these the hypoblast cells lose their columnar shape and becoming more quadrate are gradually reflected around the sides of the alimentary canal). Auch Bambeke ist derselben Ansicht, wenn er in seiner vorläufigen Mittheilung bemerkt: „De chaque côté de la saillie notochordale l'hypoblaste invaginé se continue insensiblement avec les cellules formant le plancher de la cavité viscérale."

Nach meinen Beobachtungen dagegen erscheint jeder Mesoblaststreifen an seinem medialen Rande stets in der Form von wenigstens zwei Zellenlagen, von welchen die eine in den Chordaentoblast, die andere in den Darmentoblast übergeht. Dadurch aber gewinnt die Auffassung von der Art und Weise, wie das mittlere Keimblatt sich einfaltet, eine ganz andere Gestalt. Auch der Einfaltungsprocess in der Umgebung des Blastoporus ist nach den Beschreibungen und Abbildungen von Scott und Osborn nur ungenügend aufgeklärt, wie denn zum Beispiel die Entwicklung des Mesoblasts nach rückwärts vom Urmund ganz unerwähnt geblieben ist.

Endlich kann ich den beiden Forschern nicht beistimmen, wenn sie die oberflächlichsten Zellen der Dottermasse, welche an den Darmraum und an den Mesoblast nach aussen ringsum angrenzen, als eine besondere durch Umwandlung von Dotterzellen entstandene Entoblastschicht bezeichnen und als „yolk hypoblast" von den an der Decke des Urdarms gelegenen Zellen oder dem „invaginate hypoblast" unterscheiden. Weder durch Beobachtung noch aus allgemeinen Gründen lässt sich, wie auch Bambeke hervorhebt, die Abtrennung einer solchen peripheren Schicht vom Dotter rechtfertigen, vielmehr scheint mir die Ansicht naturgemäss zu sein, dass die ganze Masse der Dotterzellen nichts anderes als eine verdickte Partie im Epithel des Urdarms, mithin ein Bestandtheil des inneren Keimblattes ist.

Die Eintheilung in yolk hypoblast und invaginate hypoblast, welche Bambeke angenommen hat, betrachte ich als keine glückliche, denn wie bei der Darstellung der ersten Periode gezeigt wurde, wird während der Gastrulation die ganze Dottermasse der

Blastula in das Innere des Eies ebenso gut mit eingestülpt, wie der sogenannte invaginate hypoblast. Da möchte es sich wohl mehr empfehlen, die cylindrischen Entoblastzellen an der Decke des Urdarms und die an der Seite und am Boden gelegenen, grossen Dotterschollen im Hinblick auf ihre zukünftige Bestimmung als Chordaentoblast und als Darmentoblast zu benennen.

Beurtheilung und Zusammenfassung der Befunde.

Am Schluss der historischen Darstellung haben wir uns selbst die Frage vorzulegen, in welcher Weise die oben ausführlich von mir geschilderten Beobachtungen eine einheitliche Deutung und Erklärung zulassen.

Zunächst müssen wir auf Grund unserer Befunde der noch immer weit verbreiteten Ansicht entgegentreten, dass der Mesoblast sich von einem der beiden primären Keimblätter oder von beiden zugleich abspalte. Bei Triton scheint mir jede Möglichkeit eines derartigen Geschehens ganz ausgeschlossen zu sein. Vom Ektoblast können sich nicht Elemente abspalten, denn dieser stellt schon auf dem Gastrulastadium eine einschichtige Membran dicht an einander gefügter hoher Cylinderzellen dar. An Durchschnitten kann man die Membran vom Mesoblast, da sie von ihm durch einen Spaltraum getrennt ist, sehr leicht ablösen, ja sie hebt sich oft ganz von selbst an dünnen unvollständigen Schnitten ab. Freilich besteht der Rückenrinne (*t*) entlang ein fester Zusammenhang des Ektoblasts mit dem Chordaentoblast, aber die vollkommen regelmässige Anordnung der Zellen zu einem Cylinderepithel schliesst jede Möglichkeit aus, dass der Rückenrinne entlang Elemente aus dem Ektoblast in den Mesoblast hineinwucherten. Ebenso wenig spaltet sich der Mesoblast vom inneren primären Keimblatt ab, von welchem er gleichfalls durch einen Spaltraum geschieden ist und von welchem er sich an Durchschnitten ebenso leicht abheben lässt.

Die Abspaltungstheorie kann also bei den Eiern der Tritonen die Entwicklung des mittleren Keimblattes nicht erklären und muss aufgegeben werden. Für eine neue Theorie aber sind folgende Thatsachen maassgebend.

1. Der Mesoblast wird nicht an dieser und jener Stelle aus isolirten Zellenhaufen, sondern in Form von zwei Massen blattartig verbundener Zellen angelegt.

2. Die beiden Mesoblaststreifen sind wenigstens zwei Zellen-

lagen dick und werden von einander in der dorsalen Mittellinie unter der Rückenrinne durch den Chordaentoblast geschieden.

3. Dieselben erscheinen zuerst in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts, von hier aus dehnen sie sich allmählich über die Eioberfläche aus und wachsen ventralwärts und nach vorn zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hinein.

4. Die Umgebung des Blastoporus und die beiden Ränder des Chordaentoblasts sind die einzigen Stellen, an welchen eine Abgrenzung der Mesoblaststreifen von den angrenzenden Zellenlagen nicht möglich ist. Von hier aus allein können Elemente der beiden primären Keimblätter in das mittlere übertreten.

Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dass die Art, wie die Zellschichten 1) am Blastoporus, 2) unterhalb der Rückenrinne zusammenhängen, genauer festgestellt werden muss, wenn man über die Genese des Mesoblasts Klarheit gewinnen will.

Am Blastoporus setzt sich der Mesoblast einerseits continuirlich in das innere Blatt der Urmundlippen fort, andererseits verbindet er sich mit der Dottermasse, wo dieselbe sich als Pfropf in den Urmund hineinschiebt. Hier findet sich eine Wucherungszone, eine Masse kleiner Zellen, die ich mir nicht anders als durch wiederholte Theilung der angrenzenden grossen Dotterzellen entstanden denken kann. Aus diesen Beobachtungen werden wir zur Annahme berechtigt, dass der Mesoblast das Zellenmaterial zu seiner Entstehung und zu seinem Wachsthum von der Dottermasse in der Umgebung des Blastoporus bezieht und dass er mithin vom Entoblast abstammt, insofern die Dottermasse nur ein verdickter Theil desselben ist. Das hintere Ende des Embryo stellt eine Wucherungszone dar, wie auf späteren Stadien immer noch besser ersichtlich werden wird.

Man kann aber ferner noch annehmen, dass auch durch die Verbindung mit dem inneren Blatt der Urmundlippen dem Mesoblast zu seiner Vergrösserung Zellen zugeführt werden, und dass das innere Blatt seinerseits sich fortwährend wieder aus dem Ektoblast ergänzt, aus welchem am Umschlagsrand des Blastoporus auch später Zellen in derselben Weise wie bei der Gastrulabildung nach Innen einwandern könnten. Wenn ein derartiges Einwandern von Zellen stattfinden sollte, was ich vorläufig nicht ausschliessen kann, so ist dasselbe jedenfalls ein sehr geringfügiges, da der auf eine einfache Schicht reducirte Ektoblast nicht viel Material abzugeben im Stande ist. Die an der ventralen Seite zu

beobachtende Grössenabnahme der Ektoblastzellen, welche zu einer Oberflächenvergrösserung der Membran führen müsste, wird wieder compensirt durch die Verlängerung der dorsal gelegenen Zellen, welche die Medullarplatten liefern, und später durch die alsbald erfolgende Entwicklung der Medullarwülste, durch welche sich die Oberfläche des Ektoblasts durch Einfaltung vergrössert.

Der zweite Ort, welcher bei der Entstehung des Mesoblasts in Frage kommt, ist die Rückenrinne. Es ist gewiss eine bemerkenswerthe Erscheinung, dass da, wo der Chordaentoblast aufhört, an beiden Seiten desselben gleich drei Zellblätter erscheinen, der parietale und der viscerale Mesoblast und der Darmentoblast. Diese Blätter hängen unter einander in der Weise zusammen, dass der parietale Mesoblast in den Chordaentoblast und der viscerale Mesoblast in den Darmentoblast übergeht. Es könnte also dem mittleren Keimblatt sowohl vom Chorda- als vom Darmentoblast aus Zellenmaterial zu seinem Wachsthum geliefert werden. Von diesen aber kann der Chordaentoblast, da er ein schon kleinzelliger, schmaler, mitten inne liegender und so allseitig isolirter Streifen ist, als Bezugsquelle ausgeschlossen werden. Dagegen ist es wohl möglich, dass Zellen vom Darmentoblast, der sich selbst von der ventral gelegenen Dottermasse fortwährend regeneriren kann, am Umschlagsrand in den visceralen Mesoblast übertreten.

Wie aus der Zusammenstellung der Beobachtungen hervorgeht, so sprechen alle Thatsachen dafür und keine einzige dagegen, dass sich der Mesoblast aus dem primären inneren Keimblatt entwickle. Schwieriger ist ein zweiter Punkt zu entscheiden, welcher im Hinblick auf die Bildung des Mesoblasts beim Amphioxus lanceolatus in Zukunft nicht unberücksichtigt gelassen werden darf und sich immer mehr in den Vordergrund der Discussion drängen wird. Ich meine die Annahme, dass die paarigen Mesoblaststreifen der Tritonen morphologisch nichts anderes sind als zwei durch Einfaltung des Entoblasts entstandene Divertikel, deren Wandungen fest auf einander gepresst sind. Für eine solche Annahme scheinen mir zwei Verhältnisse in meinen Beobachtungen zu sprechen. Erstens treten bei der Mesoblastentwicklung die Zellen nicht einzeln für sich zwischen die beiden primären Keimblätter, sondern sind stets zu regelmässigen Schichten verbunden. Dabei findet man von Anfang an den Mesoblast überall wenigstens aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt. Zweitens wurde in vielen Fällen beobachtet, dass sich der Ur-

darm in der Umgebung des Blastoporus eine Strecke weit in die paarigen Mesoblaststreifen als feine Spalte fortsetzt, ein parietales und ein viscerales Blatt von einander trennend. Dass in den Mesoblaststreifen von Anfang an die Höhlungen fehlen, kann nicht als triftiger Grund gegen unsere Annahme geltend gemacht werden. Denn wie schon in einer früheren Arbeit hervorgehoben wurde, lehrt uns das Studium verschiedener Entwicklungsgeschichten, dass häufig Theile, die ihrer zukünftigen Bestimmung und Function nach hohl sein müssen, im Entwicklungsleben, sei es durch Einfaltung oder Ausstülpung, als compacte Zellenmassen angelegt werden und erst später ihre Höhlungen erhalten. Wir sehen auch, wie ursprünglich hohle Bildungen vorübergehend vollkommen solid werden (z. B. die Darmdivertikel der Chaetognathen), um erst in einem dritten Stadium sich wieder auszuhöhlen.

Die Veränderungen, welche in der zweiten Entwicklungsperiode am Triton-Ei eintreten, resümire ich auf Grund der vorausgeschickten Erörterungen jetzt kurz dahin: Das mittlere Keimblatt entsteht durch eine paarige Einfaltung des Entoblasts schon zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung noch nicht ganz vollendet ist. Die Einfaltung beginnt zu beiden Seiten des Blastoporus und setzt sich von hier links und rechts von der Rückenrinne und dem unter ihr gelegenen Chordaentoblast weiter nach vorn fort. Wenn wir uns jetzt die beiden Blätter des Mesoblasts, die bei der Einfaltung natürlich gleichzeitig gebildet werden, aus einander gewichen vorstellen, so erhalten wir einen linken und einen rechten Spaltraum, von welchen jeder mit dem späteren Darmraum communicirt erstens nach dem Blastoporus zu und zweitens in grosser Ausdehnung am Rücken des Embryo beiderseits von der Rückenrinne. Demnach zerfällt auch bei den Tritonen der Urdarm, wie beim Amphioxus, den Chaetognathen, Brachiopoden etc. durch 2 Falten, die dorsal und nach hinten einen freien Rand besitzen, in einen mittleren Raum, den bleibenden Darm, und in 2 seitliche Divertikel oder die Leibessäcke.

Die dritte Periode.

In der dritten Periode, welche wir in der Entwicklung des mittleren Keimblattes unterscheiden wollen, vollzieht sich die Bildung der Chorda dorsalis und die Abschnürung der beiden durch Einfaltung erzeugten Mesoblastsäcke von ihrem Mutterboden, dem primären Entoblast. Sie wird äusserlich durch das Auftreten der

Medullarwülste gekennzeichnet, welche sich am Anfang des vierten Tages zu entwickeln beginnen. An dem Rücken des Embryo bildet der Ektoblast (Taf. I, Fig. 7) parallel zur Rückenrinne (*t*) und jederseits in ziemlicher Entfernung von derselben zwei Falten (*N*), welche die ausserordentlich breite Medullarplatte umgrenzen; letztere nimmt fast die ganze Rückenfläche des Eies ein und wird durch die Rückenrinne in eine linke und eine rechte Hälfte abgetheilt. Die Stelle, wo sich die Wülste zuerst erheben, entspricht der späteren Cervicalgegend des Embryo, von hier dehnen sie sich auf den Kopfpol des Eies ventralwärts aus (Taf. I, Fig. 8), wachsen einander vor dem Ende der Rückenrinne im Bogen entgegen und grenzen nach vorn ein grosses rundliches Feld, die Hirnplatte (*H*), ab, welche am vorderen Pole des Eies gelegen nach oben und hinten in die dorsale Medullarplatte (*M*) umbiegt. Nach hinten werden die Medullarwülste allmählich niedriger und verstreichen in kurzer Entfernung vor dem Urmund, der als ein schmaler, kurzer Längsspalt an der Grenze zur ventralen Fläche bemerkt wird (Taf. I, Fig. 7 *u*).

Ueber die Veränderungen, welche währenddem im Innern des Eies am Entoblast und Mesoblast eintreten, belehren uns die einer Serie von Querschnitten entnommenen Figuren 3—6 der Tafel III. Dieselben schliessen sich dem zuletzt beschriebenen Stadium (Taf. III, Fig. 1—2) an, auf welchem wir unter der Rückenrinne einen flachen Streifen von Cylinderzellen (*Enc*) und zu beiden Seiten derselben die beiden Blätter des Mesoblasts und den Darm-Entoblast (*End*) angetroffen hatten.

In den verschiedenen Regionen des Ektoblasts haben jetzt die Zellen, welche früher gleichmässig cylindrisch waren, einen abweichenden Charakter angenommen. Ventral und seitwärts haben sie sich abgeflacht und stellen eine einfache Lage kleiner, cubischer Gebilde dar; dorsalwärts dagegen (*N*-*N*) sind sie noch mehr in die Länge gewachsen und sind zu langen Cylindern und Spindeln geworden, die gewöhnlich in der Weise alternirend stehen, dass die einen ihr verbreitertes Ende nach dem Mesoblast, die anderen nach der freien Oberfläche gewandt haben. Dem entsprechend sind auch ihre Kerne bald oberflächlicher, bald tiefer gelegen. An den Rändern der verdickten Epithelpartie oder der Medullarplatte beginnt sich der Ektoblast in zwei Falten (Taf. III, Fig. 5—6 *N*. *N*.) zu legen, welche wir bei Betrachtung von der Fläche als Medullarwülste beschrieben haben. Am Faltenrand geht das abgeplattete und das verdickte Epithel in einander über,

indem das äussere Blatt der Falte aus cubischen, das innere aus verlängerten Zellen besteht.

Die Rückenrinne, eine unbedeutende Vertiefung in der Längsaxe, ist unscheinbarer geworden, als in der vorausgegangenen Periode. Unter ihr ist der Chordaentoblast in Umwandlung begriffen. Während er sich vordem als ein flach ausgebreiteter Streifen cylindrischer Zellen (Taf. III, Fig. 1 u. 2 *Enc*) zwischen die paarigen Mesoblastmassen einschob, ist er jetzt zu einer in das Darmlumen geöffneten Halbrinne geworden, wodurch sein Querdurchmesser entsprechend verringert worden ist (Taf. III, Fig. 3 *Enc*). Die convexe äussere Fläche der Rinne grenzt theils an die Medullarplatte an, welche zu ihrer Aufnahme unter der Rückenrinne (*t*) eine kleine Vertiefung zeigt, und ist vielleicht die Ursache, warum die Rückenrinne sich abgeflacht hat, theils grenzt sie links und rechts an den Mesoblast. Ueberall ist sie von den benachbarten Zellenlagen durch einen scharfen Contour getrennt, bis auf ihre Ränder, wo die Abgrenzung fehlt.

In Folge der rinnenförmigen Umbildung des Chordaentoblasts sind die beiden Blätter des Mesoblasts (Me^2 u. Me^1) und die grossen Dotterzellen des Darmentoblasts (*End*) mehr nach der Mittellinie an einander gerückt, wo sie auf die Seitenwände und die freien Ränder der Chordarinne stossen. Das ist die critische Stelle, an welcher ein Zusammenhang der beiden mittleren Keimblätter mit dem Darmentoblast und mit dem Chordaentoblast auch auf dem vorliegenden Stadium und zwar in folgender Weise noch deutlich nachgewiesen werden kann. Die am Grund der Rinne hoch cylindrischen Chordazellen werden nach den Rändern zu niedriger und setzen sich an denselben in eine einfache Lage cubischer Zellen fort, welche der äusseren Fläche der Chordarinne anliegen und in das parietale Blatt des Mesoblasts (Me^2) weiter verfolgt werden können. Wir erhalten somit dasselbe Resultat, zu welchem wir auch beim Studium der zweiten Entwicklungsperiode geführt wurden, dass Chordaentoblast und parietaler Mesoblast eine einzige Zellenschicht repräsentiren, deren mittlerer Theil nach dem Urdarm zu frei liegt und hier in ein Cylinderepithel umgewandelt ist. Die Chordarinne selbst aber ist auf eine doppelte Faltenbildung zurückzuführen. Wie im Ektoblast zu beiden Seiten der Medullarplatten sich die Medullarwülste erheben, von denen das äussere Blatt sich aus kleinen cubischen Zellen und das innere Blatt sich aus cylindrischen Elementen zusammensetzt, so sind auch in der als einheitlich nachgewiesenen Zellenschicht zwei

kleine Falten entstanden, welche unmittelbar neben einander gelegen eine schmale Rinne zwischen sich fassen und nach der Rinne zu aus cylindrischen, nach aussen aus cubischen Zellen bestehen. Wir wollen sie fortan zur rascheren Verständigung als Chordafalten bezeichnen. An das äussere Blatt derselben lagern sich der viscerale Mesoblast (Taf. III, Fig. 3 *Me*[1]) und der Darmentoblast (*End*) an und gehen hier in der schon oben beschriebenen Weise in einander über, die beiden Darmfalten erzeugend.

Wenn unsere Beschreibung der Figur 3 die richtige ist, dann haben wir das interessante Verhältniss vor uns, dass an der Decke des Urdarms im Ganzen zwei Paar Falten, die beiden Chorda- und die beiden Darm-Falten sich treffen und mit ihren Rändern fest zusammengelegt sind. Zu beachten ist hierbei eine Erscheinung, welche man auch in der Entwicklungsgeschichte anderer Thiere sowohl beim Studium von lebenden durchsichtigen Objecten als auch von Schnitten beobachten kann, dass die Contouren zwischen zwei Blättern einer Falte stets viel schärfere und deutlichere sind, als zwischen zwei mit ihren freien Flächen zusammengepressten Zellenlagen. Ektoblast und parietaler Mesoblast und ebenso visceraler Mesoblast und Darm-Entoblast sind besser von einander abgesetzt als die beiden mittleren Keimblätter. Es erklärt sich dies aus der Art und Weise, wie epitheliale Zellen an einander gefügt sind. Die basalen Enden schliessen immer fester zusammen und stellen eine glattere Grenzfläche dar, als die bald mehr, bald minder als kleine Höcker vorspringenden peripheren Enden.

Die weiteren Veränderungen bis zur Bildung der Chorda sind an den Figuren 4—6 zu ersehen. In Figur 4 ist die Chordarinne noch mehr vertieft und verengt und von zwei Wänden begrenzt, die nach der Medullarplatte zu unter einem spitzen Winkel zusammenstossen. Die beiden Darmfalten sind mit ihren freien Rändern nach der Mittellinie zu vorgewachsen. Der auf dem vorhergehenden Schnitt beschriebene Zusammenhang der einzelnen Blätter ist jetzt undeutlicher geworden; einerseits fügt sich das viscerale Blatt des Mesoblasts unmittelbar an den zur Seite der Chorda gelegenen Theil des parietalen Mesoblasts, andererseits grenzen die äussersten Dotterzellen des Darmentoblasts gleich an den Chordaentoblast an.

Auf einem der nächsten Schnitte (Fig. 5) ist die Rinnenbildung verschwunden, indem die medialen Blätter der beiden Chordafalten sich fest zusammen gelegt und so einen soliden

runden Zellenstab, die Chorda (*ch*), gebildet haben. Die ursprünglich cylindrischen Zellen haben bei diesen Lageveränderungen sich in ihrem Aussehen verändert und eine mehr cubische und unregelmässige Form angenommen. Ferner ist die Chordaanlage, welche früher das Dach des Urdarms herstellte, jetzt von der Begrenzung desselben, da sich die beiden Hälften des Darmentoblasts fast bis zur Berührung genähert haben, bis auf einen schmalen Spalt ausgeschlossen. Gleichzeitig haben die beiden mittleren Keimblätter ihren früheren Zusammenhang sowohl mit dem Darmentoblast als auch mit dem Chordaentoblast vollständig aufgegeben, und anstatt dessen ist auf jeder Seite der Chorda das viscerale mit dem parietalen Blatt in Verbindung getreten. Die Chorda ist daher in Figur 5 sowohl nach der Medullarplatte, als auch nach den seitlichen Mesoblastmassen, dagegen nicht nach dem Darmentoblast (*End*) und dem Darm (*dh*) zu deutlich und scharf contourirt.

Auf dem nächsten Schnitt Fig. 6 ist die Sonderung auch hier erfolgt. Die beiden Hälften des Darmentoblasts (*End*) sind in der dorsalen Mittellinie verwachsen und haben die Chorda (*ch*), die nun eine untere deutliche Contour aufweist, vom Darmlumen (*dh*) ganz ausgeschlossen. Letzteres ist ringsum von Dotterzellen umgeben, die durch ihre Grösse sich von den Nachbarzellen unterscheiden.

Damit hat eine Reihe wichtiger Entwicklungsvorgänge ihren Abschluss gefunden; während am Ende der zweiten Periode noch die beiden Blätter des Mesoblasts, Chorda und Darmanlage, continuirlich in einander übergingen und gemeinsam an der Begrenzung des Darms Theil nahmen, ist jetzt eine vollständige Sonderung eingetreten; Chorda, Darmrohr und die beiden Mesoblaststreifen sind selbständige Organe geworden.

Wenn wir auf die Veränderungen in der dritten Entwicklungsperiode zurückblickend nach den Processen fragen, durch welche die verschiedenen Bilder hervorgerufen worden sind, so glauben wir auch hier wie schon in dem vorhergehenden Capitel den Schlüssel zum Verständniss in der Faltenbildung gefunden zu haben. Alle Veränderungen erklären sich uns theils aus einer Fortsetzung der Faltenbildungen, welche bereits in der zweiten Periode entstanden waren, theils aus der Bildung und Verwachsung der zwei neu hinzutretenden Chordafalten. Die an einer Schnittserie genau geschilderten Entwicklungsvorgänge werden wir dann am besten in folgender Weise zusammenfassen können, wobei wir uns die beiden mittleren Keim-

blätter von einander gezogen und durch einen kleinen Spaltraum getrennt denken wollen.

Am Anfang der dritten Periode sind die beiden Ränder der Darmfalten, durch welche der Urdarm in einen Mittelraum und zwei seitliche Divertikel abgetheilt worden ist, an dem Rücken des Embryo durch eine ziemlich weite Lücke geschieden, an welcher ein Streifen cylindrischer Zellen, der Chordaentoblast, die Decke des Mittelraums bildet. Dann aber wachsen die Ränder der beiden Darmfalten, an welchen Darmentoblast und viscerales Blatt des Mesoblasts zusammenstossen, einander entgegen und gleichzeitig entwickeln sich die zwei kleinen Chordafalten an der Stelle, wo der Chordaentoblast und die parietalen Blätter des Mesoblasts ursprünglich in einander übergingen. Alle vier Falten treffen sich nach einiger Zeit, indem sie medianwärts vorwachsen, in der dorsalen Mittellinie und verschmelzen hier. Die inneren Blätter der beiden Chordafalten (der Chordaentoblast) erzeugen einen soliden Zellenstab, die Chorda, und lösen sich hierbei von den äusseren Blättern ab, welche die eingefalteten Theile des parietalen Mesoblasts sind; diese dagegen verbinden sich zu beiden Seiten der Chorda mit den dorsalen Rändern der visceralen Mesoblastblätter, welche nun auch ihrerseits gleichzeitig den Zusammenhang mit dem Darmentoblast aufgeben. Der Darmentoblast endlich oder das innere Blatt der Darmfalte verlöthet mit demjenigen der entgegengesetzten Seite. Mit anderen Worten, die drei aus dem Urdarm entstandenen Räume, welche ursprünglich am Rücken des Embryo in Communication stehen, werden in der dritten Periode der Entwicklung gesondert und in den bleibenden Darm und die beiden Coelomsäcke zerlegt und es werden jetzt Mesoblast und secundärer Entoblast überall deutlich unterscheidbar. Somit haben wir in dem Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, in der Abschnürung der beiden Mesoblastsäcke vom Entoblast und in der Genese der Chorda dorsalis aus dem Chordaentoblast Processe kennen gelernt, die auf das Innigste mit einander verknüpft sind.

In der hier gegebenen Darstellung und Deutung finde ich mich mit meinen Vorgängern nur zum Theil im Einklang. Scott und Osborn haben zuerst bei den Tritonen die Thatsache festgestellt, dass die Chorda sich aus der Schicht cylindrischer Entoblastzellen an der Decke des Urdarms entwickelt, ihre Darstellung im Einzelnen wird aber dadurch eine abweichende, dass sie den Mesoblast als eine völlig gesonderte Zellenmasse beschreiben und

daher die Chordaanlage, wie schon oben erwähnt wurde, vom parietalen Blatt getrennt sein und in den Darmentoblast continuirlich übergehen lassen. Das ist ein sehr bedeutsamer Differenzpunkt, welcher zu einer ganz anderen Auffassung des embryonalen Processes führt. Die Genese der Chorda geschieht denn auch nach Scott und Osborn in der Weise, dass die vollständig isolirten Mesoblastmassen von der Seite nach der Mittellinie vorwachsen und dadurch die Schicht der Cylinderzellen zusammendrängen. Diese faltet sich ein, bis die Wände der Rinne sich treffen und ein solider Stab mit radial angeordneten Zellen gebildet worden ist. Der Stab gibt nun seine Verbindung mit dem Darmentoblast auf, nimmt aber noch eine Zeit lang an der oberen Begrenzung des Darms Theil. Erst später kommen unter ihm die Darmzellen zur Vereinigung, indem sie von der Seite nach Innen vorrücken. Auch die Abbildungen, welche die genannten Forscher gegeben haben (Taf. IV, Fig. 5, 6, 7), weichen von den meinigen nicht unwesentlich ab.

Bambeke bestätigt in seiner vorläufigen Mittheilung die Angaben von Scott und Osborn hinsichtlich der Entwicklung der Chorda dorsalis und beschreibt eine geringfügige Abänderung bei Triton alpestris, die darin besteht, dass der Chordaentoblast als eine Leiste in den Urdarm hinein vorragt (saillie notocordale).

Die vierte Periode.

Die vierte Periode in der Entwicklung des Mesoblasts umfasst die Bildung und das Wachsthum der Ursegmente oder Urwirbel bis zur Differenzirung der Körpermuskulatur. Während derselben sehen wir äusserlich am Ei sich folgende Veränderungen abspielen:

Es beginnen die Medullarwülste von der Stelle ihres ersten Auftretens an, welche der Cervicalregion entspricht, sich mehr empor zu heben und dabei einander entgegen zu wachsen (Taf. I, Fig. 8 *N*). Infolge dessen nimmt jetzt die von den Wülsten umgebene Anlage des Nervensystems, wie Bambeke ganz passend bemerkt hat, die Form einer Lyra oder Guitarre an. Die eingeschnürte Stelle der Lyra bezeichnet die Halsgegend, an welcher die Hirn- und die Medullarplatte (*H* u. *M*) in einander übergehen. An etwas älteren Embryonen nähern sich die emporwachsenden Wülste mit ihren Rändern und zwar am raschesten in der Cervicalgegend und der nach rückwärts angrenzenden Partie, während sie am Kopfende noch weit aus einander stehen. So kommt das auf

Taf. I, Fig. 9 dargestellte Bild zu Stande. Am Kopfende umschliessen die stark hervorspringenden Wülste die Hirnanlage (*H*), ein rundes Feld, das gegen früher sich ein wenig verkleinert hat, und nach wie vor durch das vordere Ende der Rückenrinne in eine linke und rechte Hälfte getheilt ist. Am hinteren Ende der noch weit geöffneten Hirnanlage sind sich die Wülste fast bis zur Berührung genähert und begrenzen eine Strecke weit eine tiefe Medullarfurche (*M*), um dann nach dem Urmund zu mehr auseinander zu weichen und sich allmählich abzuflachen.

Später (Taf. I, Fig. 10) stossen die Wülste auch im Bereich des Kopfes zusammen, wodurch die einst so deutliche Grenze zwischen der Anlage des Gehirns und des Rückenmarks wieder verwischt wird. Die Anlage des Nervensystems im Ganzen stellt dann einen tiefen Kanal dar, der sich nur durch einen feinen Spalt nach aussen öffnet und zwei Drittel der Eicircumferenz im Bogen umfasst. Noch später ist er geschlossen und an seinem vorderen Ende beginnen sich die einzelnen Hirnblasen zu differenziren (Taf. I, Fig. 11 u. 12).

Während dieser Vorgänge hat der Embryo seine ursprüngliche Kugelgestalt verloren und sich etwas in die Länge gestreckt. In seiner äusseren Form macht sich ein Gegensatz zwischen Bauch- und Rückenfläche in der Weise geltend, dass die erstere fast vollkommen eben, die letztere dagegen stark gekrümmt ist (Taf. I, Fig. 8—10). Auch in der Lage des Blastoporus (*u*) ist eine Veränderung wahrzunehmen. Während derselbe in der dritten Periode der Hirnplatte gerade gegenüber lag und daher bei Betrachtung von der Bauchseite nicht gesehen werden konnte, beginnt er allmählich vom hinteren Ende des ovalen Embryo nach abwärts und nach vorn zu rücken. War der Spalt ursprünglich vertical, so ist er jetzt horizontal gestellt. Um ihn zu sehen, muss man den Embryo von seiner Bauchseite aus betrachten (Taf. I, Fig. 10*u*). Es findet also eine langsame Verschiebung des Urmundes um die Eiperipherie in der Weise statt, dass an der Rückenfläche des Embryo sich sein Abstand von der Hirnanlage vergrössert, während er sich ventral ihrem vorderen Rande nähert (Fig. 10—12). Gleichzeitig verlängert sich durch Rückwärtswachsen der Medullarwülste das Nervenrohr und nimmt einen immer grösseren Theil der Eiperipherie ein. In Folge dessen gewinnt der Rücken des Embryo ein bedeutendes Uebergewicht über die Bauchfläche, unter welcher wir die zwischen Gehirn und Blastoporus gelegene Strecke begreifen wollen (Fig. 10—12).

Die hier beschriebenen Vorgänge erinnern an die Wachsthumserscheinungen der meroblastischen Eier. Hier wie dort vergrössert sich der embryonale Körper an seinem hinteren Ende, indem der Urmund nach rückwärts wandert und in demselben Maasse, als er sich von vorn schliesst, die Medullarwülste ihm nach rückwärts nachfolgen.

Von den ältesten zur Darstellung gelangten Stadien (Fig. 11 u. 12) ist endlich noch zu erwähnen, dass die nächste Umgebung des Urmunds, wenn dieser ventralwärts nur noch durch einen geringen Abstand vom Vorderhirn entfernt ist, in der Form eines kleinen Kegels, dessen Spitze nach vorn gerichtet ist, über die Eioberfläche hervortritt.

Um in die inneren Gestaltungsvorgänge einen Einblick zu gewinnen, sind wieder quere, sagittale und frontale Schnitte erforderlich. Sie zeigen uns, dass nach vollständiger Abschnürung der Chorda die beiden Blätter des Mesoblasts aus einander weichen und das Coelom als einen schmalen Spalt zwischen sich hervortreten lassen (Taf. III, Fig. 6 u. 7 *c*). Ein solcher erscheint indessen nur zu beiden Seiten der Chorda, während weiter ventralwärts und ebenso nach dem Blastoporus zu die beiden Zellenschichten noch fest an einander haften. Das Auseinanderweichen der letzteren hängt offenbar mit der Bildung der Medullarrinne zusammen. Es faltet sich nämlich die breite Medullarplatte in der Weise ein, dass ihr mittlerer, über der Chorda gelegener Theil seine ursprüngliche Lage beibehält, die seitlichen Theile dagegen nach aussen über das ursprüngliche Niveau der Kugeloberfläche des Eies hervortreten, indem sie mit den angrenzenden Partieen des Hornblatts zwei Falten oder Wülste bilden (Taf. III, Fig. 7). In demselben Maasse als sich so die seitlichen Theile der Medullarplatte von dem Darmentoblast entfernen, folgt ihnen auch das angrenzende parietale Blatt des Mesoblasts nach, hebt sich vom visceralen Blatt ab, tritt in die Basis der Medullarwülste ein und füllt eine flache Rinne zwischen Medullarplatte und Hornblatt aus. Bis in die Spitze der Falte dringt das mittlere Keimblatt jedoch nicht mit ein, da hier die beiden Faltenblätter des Ektoblasts fest zusammen schliessen.

In Folge dieses Vorgangs erhält die zu beiden Seiten der Chorda gelegene Partie des Mesoblasts vier Begrenzungsflächen, die sich theils unter rechten, theils stumpfen Winkeln treffen, eine untere, eine mediale und zwei obere. Die untere grenzt an den Entoblast, die mediale an die Chorda; von den beiden oberen Flä-

chen, die unter einem stumpfen Winkel zusammenstossen, lagert die eine der Medullarplatte, die andere dem Hornblatt an, beide bilden über dem Coelomspalt eine Art Dach, dessen Firste in die Basis der Medullarwülste hineinspringt. Der so begrenzte Theil des mittleren Keimblatts entspricht der Urwirbelplatte der amnioten Wirbelthiere, er unterscheidet sich von ihr dadurch, dass er von Anfang an eine Höhlung besitzt, die weiter nichts als der mediale erweiterte Theil des primären Coeloms ist und von einer einfachen Lage cubischer Zellen, einem Epithel, ausgekleidet wird.

Die Differenzirung der Urwirbel oder, wie wir besser und richtiger sagen sollten, der Ursegmente, macht sich sehr frühzeitig, wenn noch die Medullarwülste weit aus einander stehen, bemerkbar; der Process beginnt in der Cervicalregion und dehnt sich von hier allmählich nach dem Schwanzende zu aus, wo noch längere Zeit nach Verschluss des Medullarrohrs die Urwirbelplatten sich ungesondert erhalten, während nach vorn schon zahlreiche Ursegmente angelegt sind. Um ihre Entstehung kennen zu lernen, betrachten wir zunächst eine Serie von Querschnitten durch einen Tritonembryo mit noch weit aus einander stehenden Medullarwülsten.

Auf der linken Seite der Figur 7 (Taf. III) communicirt die Höhle der Urwirbelplatten mit dem seitlichen Theil der Coelomspalten nicht mehr, weil die beiden Blätter des Mesoblasts sich eine kleine Strecke weit fest zusammengelegt haben. Auch bemerkt man in dieser Gegend, dass sich die Urwirbelplatten durch eine dorsale und ventrale Furche (*) seitlich abzugrenzen beginnen. Die Furchen sind dadurch entstanden, dass sich der parietale Mesoblast vom Hornblatt und der viscerale vom Entoblast etwas abgehoben haben, demgemäss in den Coelomspalt vorspringen und sich mit den abgehobenen Theilen zusammengelegt haben. Das heisst mit anderen Worten: Parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts haben zwei kleine Falten gebildet, die einander entgegengesetzt von oben und unten in das Coelom hineinwachsen, mit ihren Rändern sich sogleich treffen und dadurch die Höhlungen der Ursegmentplatte seitlich abgrenzen.

Auf einem der nächsten Schnitte ist das Bild verändert (Taf. IV, Fig. 7). Zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) liegt jetzt eine solide Zellenmasse, die dorsal und ventral durch eine kleine Einkerbung (*) sich lateralwärts absetzt.

Auf einer Serie von Schnitten erscheinen nun die Ursegmentplatten bald als solide Körper, bald mit einem Hohlraum im Inneren. Sagittale Schnitte geben uns eine Erklärung für diese in

wechselnder Folge wiederkehrenden Befunde (Taf. IV, Fig. 2). Sie lehren uns, dass die Platten von der Cervicalregion an in eine Reihe hinter einander gelagerter Ursegmente zerfallen sind, deren Zahl mit dem Alter des Embryo zunimmt. Bei einem Embryo mit weit entfernten Medullarwülsten sind ihrer zwei vorhanden, bei einem anderen mit geschlossenem Nervenrohr eine grosse Anzahl. Jedes Ursegment ist ein längliches, rings geschlossenes Säckchen, dessen Wandung aus einer einfachen Lage cubischer Zellen besteht und eine enge Höhle (c^1) im Inneren umschliesst. Auf einem Längsschnitt stossen die vorderen und hinteren Wände der Säckchen fast unmittelbar an einander und lassen nur einen schmalen Spaltraum zwischen sich frei. Je nachdem auf einer Serie von Querschnitten die vordere und hintere Wand oder die Mitte eines Säckchens getroffen worden ist, erklären sich die oben beschriebenen Bilder (Taf. III, Fig. 7. Taf. IV, Fig. 7).

In welcher Weise sind die Säckchen aus den Ursegmentplatten gebildet worden? Um diesen Process festzustellen, betrachten wir den Längsschnitt (Taf. IV, Fig. 2), welcher uns nach dem Kopfende zu deutlich abgegrenzte Ursegmente und nach hinten die noch ungetheilte Platte zeigt. An letzterer ist ein Ursegment eben in Bildung begriffen! In einiger Entfernung von ihrer vorderen Wand ist an der oberen und unteren Fläche je eine kleine Querfurche (*) entstanden, durch welche ein vorderer Theil, der die Länge eines Säckchens hat, von der übrigen Platte abgegrenzt wird. Die spaltförmigen Höhlungen in beiden Theilen stehen gleichfalls nicht mehr in Zusammenhang, da an der Stelle der beiden Furchen das parietale und das viscerale Blatt des Mesoblasts verlöthet sind. Also auch hier sehen wir wie an den Querschnitten die beiden mittleren Keimblätter sich einerseits vom Ektoblast, andererseits vom Entoblast abheben und in Falten legen, welche in den Coelomspalt vordringen. Denken wir uns den in seinem Beginn beobachteten Process jetzt nur noch weiter fortgesetzt; lassen wir die Spalten zwischen den Blättern der zwei kleinen Falten sich entgegen dringen und, indem sie die verlöthete Zellenmasse der Faltenränder durchschneiden, zu einem einfachen Querspalt verschmelzen, so erhalten wir ein fertiges Säckchen. Aus den vorderen Faltenblättern geht die hintere Wand des neugebildeten Ursegments, aus den hinteren Faltenblättern die vordere Wand der Ursegmentplatte hervor.

Hinsichtlich der weiteren Entwicklung der Ursegmente verweise ich auf die Figuren 8 und 9 der Taf. III. Das eine Quer-

schnittsbild (Fig. 8) rührt von einem Embryo her, bei welchem sich das Nervenrohr *(N)* eben geschlossen hat und nach aussen vom Hornblatt überzogen wird. Das Ursegment mit seiner Höhle *(c^1)* ist durch einen Spalt lateralwärts vom übrigen Theil des mittleren Keimblatts, dem Haut- und Darmfaserblatt, scharf abgegrenzt, im Vergleich zu früheren Stadien hat es an Höhe zugenommen, indem seine beiden oberen in einer Firste zusammenstossenden Begrenzungsflächen sich zwischen Nervenrohr und Hornblatt weiter hineingeschoben haben. In noch höherem Maasse ist dies auf dem zweiten Querschnittsbild der Fall (Fig. 9), welches uns die Ursegmente auf der Höhe ihrer Entwicklung vor Eintritt der histologischen Differenzirung zeigt. Es sind beinahe cubische Körper, deren Höhe der Breite ziemlich gleich kommt, mit einer weiten Höhle *(c^1)* im Inneren. Die mediale Fläche grenzt an Chorda und Nervenrohr, die laterale an den seitlichen Theil des mittleren Keimblatts, die untere an den Dotter, die obere an das Hornblatt. Von den Ursegmenten ist das Nervenrohr noch weiter umwachsen worden; denn während in der Figur 8 noch die ganze obere Hälfte, wird in der Figur 9 nur noch ein Drittel seiner Circumferenz vom Hornblatt unmittelbar bedeckt.

Eine weitere Ergänzung findet endlich unsere Vorstellung von dem Bau und der Lagerung der Ursegmente durch Betrachtung eines Frontalschnittes, der durch den Rücken eines älteren Embryo hindurchgelegt wurde (Taf. IV Fig. 14). Durch die Mitte der Figur verläuft die Chorda dorsalis *(ch)*, auf beiden Seiten begrenzt von den Ursegmenten, die nahezu eine quadratische Form besitzen und nach aussen vom Hornblatt überzogen werden. Die Ursegmente beider Seiten entsprechen einander genau in ihrer Stellung zur Chorda. Ihre vorderen und hinteren Wände stehen nicht quer, sondern etwas schräg zu ihr in der Weise, dass die entsprechenden Wände beider Seiten zusammen einen nach hinten geöffneten stumpfen Winkel beschreiben. So leitet sich jetzt schon das schräge Wachsthum der Ursegmente ein, welches auf späteren Stadien immer mehr zunimmt und die für Fische und Amphibien charakteristische Anordnung der Myomeren bedingt.

Während der verschiedenen Stadien unserer vierten Periode sind die Elemente, welche die einzelnen unterscheidbaren Theile zusammensetzen, in Form und Grösse immer unähnlicher geworden. Die Zellen des Hornblatts haben sich abgeflacht zu dünnen Plättchen, die am Rücken in zwei Schichten, ventralwärts dagegen in einer einzigen Schicht angeordnet sind. Die Zellen des Ner-

venrohrs sind hohe, keilförmige Gebilde, welche eine breite Endfläche bald nach aussen, bald nach innen dem Centralcanal zukehren. Die Wandungen des letzteren sind anfänglich gleichmässig dick (Taf. III Fig. 8), später übertreffen die Seitenwandungen an Dicke die vordere und hintere Wand, welche zur Commissura anterior und posterior wird (Taf. III Fig. 9). Die Zellen der Ursegmente sind dadurch ausgezeichnet, dass sie im Laufe der Entwicklung an Länge bedeutend zunehmen. Aus cubischen Gebilden (Taf. III Fig. 6 u. 7) wachsen sie zu langen Cylindern mit grossen, ovalen Kernen heran, welche in einfacher Schicht die Höhle *(c^1)* des Ursegments als ein wohl ausgebildetes Cylinderepithel umgeben (Taf. III Fig. 8 u. 9. Taf. IV Fig. 14 u. 13). Sie gerathen hierdurch in einen ausgesprochenen Gegensatz zu den Zellen der 2 übrigen mittleren Keimblätter, welche sich währenddem in entgegengesetzter Richtung umwandeln, ihre cubische Form verlieren und mehr abgeplattet werden (Taf. III Fig. 7—9).

Auch die Chordazellen haben bedeutende Veränderungen erfahren. Anfänglich cylindrisch (Taf. III Fig. 1—4), dann spindelig gestaltet und in radiärer Richtung um die Längsaxe der Chorda angeordnet (Fig. 5—7), haben sie sich auf unserem letzten Stadium zu dünnen, mehr oder minder vollständigen Scheiben abgeplattet, welche ihren Kern ziemlich genau in der Mitte führen. Die Scheiben sind wie die Stücke einer Geldrolle hinter einander geschichtet und werden nach aussen durch eine feine Membran, die erste Spur der Chordascheide, von den umgebenden Theilen getrennt (Taf. IV, Fig. 14 u. 8). In ganz derselben Weise lässt neuerdings auch Kupffer in seiner Entwicklungsgeschichte des Herings[1]) die Chorda dorsalis der Teleostier auf frühen embryonalen Stadien gebaut sein.

Die Zellen des Darmkanals endlich sind grosse, polygonale Gebilde, welche unterhalb der Chorda nur einen kleinen Hohlraum, nach vorn aber die geräumige Kopfdarmhöhle begrenzen (Taf. III Fig. 7—9 *dh*). Alle Elemente des Embryo's ohne Ausnahme sind noch dicht mit Dotterkörnern erfüllt, wie dies zum Beispiel an den bei starker Vergrösserung gezeichneten Chordazellen und cylindrischen Zellen der Ursegmente (Taf. IV Fig. 8 u. 13) zu sehen ist.

---

[1]) Kupffer, C., Laichen und Entwicklung des Ostsee-Herings. Jahresbericht der Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der Deutschen Meere. Berlin 1878.

Literatur. In der Arbeit von Scott und Osborn finden sich Abbildungen von Querschnitten durch die Urwirbelplatten und die abgeschnürten Ursegmeute; dagegen fehlen über den Modus ihrer Entstehung im Text nähere Angaben. Auch Bambeke berührt in seiner vorläufigen Mittheilung diese Verhältnisse nicht näher.

Die im 4. Abschnitt erhaltenen Resultate lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen: die Ursegmente entwickeln sich aus den beiden Coelomsäcken durch einen sich vielfach successive wiederholenden Faltungsprocess, welcher in der Cervicalregion des Embryos beginnt und nach dem Schwanzende zu langsam forschreitet. Es legt sich die epitheliale Wand des Coeloms, wo sie an Chorda und Medullarplatte angrenzt, in Querfalten, so dass eine Reihe hinter einander gereihter hohler Divertikel, welche lateralwärts noch durch eine Oeffnung mit dem Coelomsack eine Zeit lang communiciren, gebildet wird. Später schnüren sich die Divertikel vollständig ab und stellen dann kleine, zu beiden Seiten der Chorda gelegene Säckchen dar. Die Ursegmenthöhlen sind demnach weiter nichts als abgeschnürte Theile des primären Coeloms, ihre Wandungen bestehen aus Epithelzellen, welche vom Coelomepithel abstammen.

5. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus während der dritten und vierten Periode.

In den vorhergehenden zwei Capiteln haben wir Schritt für Schritt die Veränderungen verfolgt, welche zur Differenzirung der Chorda und der Urwirbel führten; dabei haben wir andere Veränderungen, welche sich an denselben Embryonen in der Umgebung des Blastoporus abspielen, unberücksichtigt gelassen, um nicht die Darstellung der fortschreitenden Entwicklung des Mesoblasts zu stören.

In der Umgebung des Blastoporus nämlich beobachtet man bei Embryonen vom Anfang des dritten bis zum Ende des vierten Stadiums und selbst bei noch älteren Embryonen, dass der Entwicklungsprocess, welcher zur ersten Anlage des mittleren Keimblattes geführt hat, auch später noch ohne Unterbrechung geraume Zeit fortdauert, und so kann man auf Durchschnitten Bilder erhalten, welche den Bildern unseres zweiten Entwicklungsstadiums entsprechen. Wenn man dann vom Blastoporus aus nach vorn in der Untersuchung von Schnittserien fortschreitet,

lernt man an ein und demselben Embryo, bei welchem in der Cervicalregion schon zahlreiche Urwirbel wohl ausgebildet sind, nur in wenig modificirter Weise alle die verschiedenen Differenzirungsprocesse des Mesoblasts kennen, welche im dritten und vierten Kapitel von verschieden weit entwickelten Eiern beschrieben wurden.

Die holoblastischen Eier gleichen hierin den meroblastischen auch in jeder Beziehung. Bei beiden beginnt die Differenzirung am Kopfende des embryonalen Körpers und schreitet von hier langsam nach hinten weiter. Während vorn bereits die Urwirbel sich histologisch umwandeln, bleibt hinten noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers in analoger Weise, wie bei den Anneliden durch die Wucherungszone der Mesoblaststreifen bewirkt wird.

Dem Studium der Neubildungszone sei jetzt noch das fünfte Kapitel unseres Aufsatzes ausschliesslich gewidmet. Mit Schnitten durch den Blastoporus beginnend, wollen wir nach vorn fortschreiten und so die sich hier vollziehende weitere Differenzirung der Mesoblastanlagen untersuchen.

Bei Anfertigung der Schnitte ist es jetzt noch schwieriger als früher, in der Zone, die man gerade studiren will, die Keimblätter senkrecht zu ihrer Oberfläche zu durchschneiden. Da der Urmund, wie schon früher erwähnt wurde, seine Lage an der Eiperipherie verändert, indem er sich dem Vorderrand des sich abschnürenden Gehirns successive nähert, wird dem entsprechend auch die Schnittrichtung je nach dem Alter der Eier variiren müssen.

Taf. II Fig. 8, Taf. III Fig. 10, Taf. IV Fig. 9 stellen Schnitte durch den Urmund verschieden alter Embryonen dar. Der erste Schnitt ist in frontaler Richtung durch ein Ei hindurchgeführt, auf dessen Rückenfläche sich die Medullarwülste zu erheben beginnen und die Medullarplatte noch sehr breit ist, wie auf den in Fig. 7 und 8 der Taf. I abgebildeten Stadien. Dem Urmund *(u)* gegenüber am Kopfpol des Eies ist der Ektoblast zur Hirnplatte *(N)* verdickt. Dieselbe besteht aus hohen cylindrischen Zellen und setzt sich links und rechts durch eine sanfte Einschnürung gegen die mehr cubischen Elemente der Epidermis ab. An die Hirnplatte grenzt unmittelbar eine einfache Schicht grosser cubischer Entodermzellen, das Epithel der auf dem Frontalschnitt halbmondförmig erscheinenden Kopfdarmhöhle *(dh^2)*, deren entgegengesetzte Wand die Dottermasse ist. Diese füllt die

ganze Mitte des Eies mit ihren ovalen, deutlich von links nach rechts quergestellten Zellen aus und schiebt sich als ein Wall zwischen den weiten Kopfdarm und den kleineren am Blastoporus gelegenen Theil der Darmhöhle hinein *(dh¹)*. Der Blastoporus *(u)* erscheint als ein schmaler Gang zwischen den verdickten seitlichen Urmundlippen *(ls)*, an welchen sich der Ektoblast in den aus 3—4 Zellenlagen bestehenden Entoblast umschlägt.

Von den Urmundlippen *(ls)* aus nehmen die beiden Mesoblaststreifen ihren Ursprung, dringen zwischen Dottermasse und Epidermis bis zum Kopfpol vor und enden links und rechts von der Kopfdarmhöhle an der Stelle, wo sich die Hirnplatte von ihrer Umgebung durch zwei Furchen abgesetzt hat. Sie sind vom Dotter und vom Ektoblast mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit durch einen schmalen Spaltraum getrennt, nur nicht in der Umgebung des Blastoporus und der Urdarmhöhle; hier werden die beiden Mesoblaststreifen, während sie anderen Orts aus zwei Lagen kleiner ovaler Zellen bestehen, drei bis vier Zellenlagen dick und gehen, indem sie in zwei Blätter auseinander weichen, einerseits in den Entoblast *(En)* der Urmundlippen, andererseits in die Dottermasse über, welche die vordere Wand der Urdarmhöhle bildet. An der Uebergangsstelle jederseits sind die grossen Dotterschollen wieder in einen Haufen kleinerer Zellen zerfallen, eine Wucherungszone darstellend.

Aehnliches lehren die Schnitte durch ältere Embryonen, deren Nervenrohr sich zu schliessen beginnt (Taf. III Fig. 10 u. 12). In Figur 10 ist das hinterste Ende des Urmundes getroffen. In denselben dringt von der Dottermasse eine kleine zipfelförmige Verlängerung als Dotterpfropf *(d)* hinein, die kleine Urdarmhöhle fast vollständig ausfüllend. Von der Anlage eines mittleren Keimblattes ist noch nichts wahrzunehmen. Die seitlichen Urmundlippen sind verdickt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt; ihr inneres Blatt oder der primäre Entoblast *(En)* hängt unmittelbar mit der Dottermasse zusammen, deren Elemente in der Umgebung des Urdarms wieder in Wucherung begriffen sind. Denn man sieht nach dem Urdarm zu die grossen ovalen Dotterschollen allmählich kleiner werden und so in mehrere Lagen von Zellen übergehen, welche in ihrer Grösse den Zellen des Entoblasts der Urmundlippen entsprechen.

Nur wenige Schnitte weiter nach vorn (Taf. III Fig. 12) hat sich das Bild verändert. Die seitlichen Urmundlippen haben sich in der Mittellinie fest zusammengelegt, so dass ihre Tren-

nung allein noch durch eine zarte Linie angedeutet wird, und bilden die äussere Decke des Urdarms *(dh[1])*, der als schmaler halbmondförmig gekrümmter Spalt erscheint. In seiner Umgebung ist die Dottermasse auch auf diesem Schnitt in kleine Zellen zerfallen. Von den beiden Winkeln des Urdarms gehen kleinzellige Massen, die beiden Mesoblaststreifen *(Me)* aus, die sich zwischen Ektoblast und Dottermasse hineinschieben und von welchen dasselbe wie von den Mesoblaststreifen des etwas jüngeren Stadiums (Taf. II Fig. 8) gesagt werden kann. Sie hängen in der Umgebung des Urmundes einerseits mit dem Entoblast der Urmundlippen, andererseits mit der Wucherungszone im Dotter zusammen und sind, von dieser beschränkten Region abgesehen, allseitig von den angrenzenden Keimblättern wohl gesondert.

Sehr lehrreich ist auch die auf Tafel IV (Figur 9—10) bei schwacher Vergrösserung gezeichnete Schnittserie durch die Umgebung des Urmunds von einem noch etwas älteren Embryo, bei welchem sich das Nervenrohr in der Cervicalregion eine kleine Strecke weit geschlossen hat. Das hintere Ende des Embryo (Fig. 9) besteht aus einer kleinzelligen Masse, welche nach innen durch Uebergangszellen mit dem Dotter verbunden ist, nach aussen dagegen noch von einem besonderen dünnen Blatt, dem Ektoblast, bedeckt wird. In dieselbe ist der Urmund *(u)* in Form einer Rinne eingegraben, begrenzt von zwei seitlichen Wülsten, auf deren Höhe sich der Ektoblast in die Wucherungszone umschlägt. Die Rinne führt in den kleinen spaltförmigen Urdarm, der auf einem der nächstfolgenden Schnitte (Fig. 10) erscheint und nach aussen von einer mächtigen, durch Verschmelzung der seitlichen Urmundlippen entstandenen Lage kleiner Zellen bedeckt wird. Im Bereich der letzteren (der verschmolzenen Umschlagsränder) sind die beiden primären Keimblätter nicht getrennt und erst in einiger Entfernung von der Sagittalebene beginnt der Ektoblast sich als ein dünnes Blatt cubischer Zellen abzusetzen. Auch die Mesoblastanlage tritt jetzt deutlich in die Erscheinung, indem von der kleinzelligen Masse, welche ringsum den Urdarm umschliesst, zwei gleich beschaffene Streifen zwischen Dotter und Ektoblast hineinwachsen. Die Verhältnisse sind ähnlich wie auf dem Taf. III Figur 12 beschriebenen Schnitt.

Nachdem wir so am hinteren Ende älterer Embryonen die Fortdauer der Mesoblastentwicklung in unmittelbarer Umgebung des Blastoporus nachgewiesen haben, bleibt jetzt noch die weitere Frage zu untersuchen, in welcher Weise sich aus dem Zellenma-

terial die Chorda differenzirt und wie sich die beiden Mesoblaststreifen aus ihrem Verband mit den begrenzenden Zellenschichten des Urdarms loslösen. Alles dieses vollzieht sich in einer kleinen Uebergangszone vor dem Urmund. Wenn wir in der Betrachtung der letzten Schnittserie fortfahren, so schliesst sich an den zuletzt beschriebenen Schnitt (Taf. IV, Fig. 10), indem wir einige wenige Zwischenstufen überspringen, Figur 11 und an diese bald darauf Fig. 12 an. In beiden ist die ungetheilte Zellenmasse der Fig. 10, welche auf eine Verschmelzung der beiden seitlichen Urmundlippen zurückgeführt wurde, durch eine deutlich markirte Linie in Ektoblast und Entoblast gesondert. Der Ektoblast, der seitlich eine einfache Lage cubischer Zellen darstellt, ist in der Mittellinie auf 3—4 Lagen verdickt und auf seiner Aussenfläche mit einer von niedrigen Wülsten umgebenen Längsfurche versehen, welche nach vorn in das Nervenrohr übergeht; nach innen springt er in Folge dessen kielartig vor und wölbt den Entoblast in den Urdarm hinein, der, sichelförmig gestaltet, seine Concavität der Ektoblastverdickung zukehrt. In letzterer haben wir die Anlage des Nervensystems vor uns mit der Medullarfurche und den beiden Medullarwülsten, welche am hinteren Ende älterer Embryonen mehr abgeflacht, mehr zusammengedrängt und überhaupt weniger entwickelt sind, weil von vorn herein der als Medullarplatte zu bezeichnende Zellenstreifen schmaler angelegt ist und sich alsbald nach innen einzusenken beginnt.

Unter der Anlage des Rückenmarks ist der Entoblast drei bis vier Lagen dick; seitwärts gehen in ihn ohne Unterbrechung die beiden Mesoblaststreifen (*Me*) über, welche am Urdarm vielschichtig sind und dann nur zwei Zellenlagen dick werden. Dieselben hängen ausserdem auch noch eine kurze Strecke mit der Dottermasse (*D*) zusammen, welche den Urdarm ventral begrenzt und in Figur 11 wie auf den vorhergehenden Schnitten (Fig. 9 u. 10) noch kleinzellig ist, während sie in Figur 12 und auf allen sich weiter anschliessenden Schnitten aus grossen Dotterschollen zusammengesetzt wird, welche dann mit den kleinen Zellen an der Decke des Urdarms auffällig contrastiren.

Genaueren Aufschluss über die Verbindung der Zellenschichten gibt uns die bei stärkerer Vergrösserung gezeichnete Figur 5 (Taf. IV), welche im Ganzen der Figur 12 entspricht, aber einer anderen Schnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo entnommen ist.

Die Anlage des Nervensystems zeigt stark verlängerte Zellen,

die keilförmig in einander geschoben sind. Unter ihr hat sich der Entoblast auf zwei Lagen von Zellen verdünnt, die sich etwas in die Länge gestreckt haben und mit einseitig zugespitzten Enden alternirend in einander greifen. Am Mesoblast lässt sich ein parietales und viscerales Blatt unterscheiden, welche dicht zusammenschliessen. Von diesen bildet das erstere (*Me*[2]) mit dem spindelzelligen Entoblast (*Enc*) eine einzige an den Ektoblast angrenzende Schicht, das viscerale Blatt (*Me*[1]) dagegen biegt an der mit einem Stern * bezeichneten Stelle in die grossen Dotterzellen (*End*) um, welche die Seiten und den Boden der Urdarmhöhle bedecken.

Mit derartigen Befunden beginnend, werden wir in der Untersuchung von Schnittserien zu der Region geführt, in welcher sich die Differenzirung der Chorda und die Loslösung der beiden Mesoblaststreifen vollzieht. Unserer Darstellung legen wir drei Durchschnitte durch zwei verschieden weit entwickelte Embryonen zu Grunde (Taf. II, Fig. 12. Taf. III, Fig. 11. Taf. IV, Fig. 3).

Figur 12 ist ein Frontalschnitt durch ein in die Länge gestrecktes ovales Ei, welches auf dem Stadium der Fig. 10 (Taf. I) steht. Die Anlage des Nervensystems und des Darms ist zweimal getroffen. An dem vorderen Pole des Ovals hat sich das Nervenrohr (*N*) an einer Stelle, welche wohl dem Uebergang des Gehirns in das Rückenmark entspricht, bis auf einen schmalen Spalt geschlossen. An seiner rechten und linken Seite lagern Urwirbel mit einer wohl entwickelten Höhle (c^1). Nach innen folgt die geräumige Kopfdarmhöhle (dh^2), von grossen, etwas cylindrischen Dotterzellen rings umgeben. Am entgegengesetzten Pole des Ovals ist die Anlage des Nervensystems (*N*) zum zweiten Male, aber auf einem weniger weit vorgerückten Stadium durchschnitten. Die verdickte Medullarplatte beginnt sich eben einzufalten und zeigt uns auf ihrer äusseren Fläche eine von niedrigen Wülsten eingefasste Furche. Sie springt nach innen etwas kielartig in der Weise vor, dass sie von drei unter stumpfen Winkeln zusammenstossenden ziemlich ebenen Flächen, von zwei seitlichen und einer Mittelfläche begrenzt wird. Unter der letzteren erblickt man eine einfache Schicht hoher, cylindrischer, schmaler Entoblastzellen (*Enc*), welche die eine Wand der hier zum zweiten Male durchschnittenen kleinen Darmhöhle bilden, während die andere Wand vom Dotter geliefert wird, welcher mit seinen ovalen quer gestellten Zellen den Binnenraum des Eies bis zum Kopfdarm ausfüllt.

Die einfache Schicht cylindrischer Zellen gibt sich sofort ihrer

Lage und Beschaffenheit nach als Chordaentoblast zu erkennen, auch lässt sie sich beim Studium einer ganzen Schnittserie nach vorn durch allmähliche Uebergänge in die Chorda, nach hinten in die verdickte Decke des Urdarms verfolgen. Aus letzterer muss sie sich durch Verschiebung und Höhenzunahme der Zellen entwickelt haben, wenn eine von hinten nach vorn fortschreitende Differenzirung, für welche ja alle Verhältnisse sprechen, stattfindet. In einer derartigen Entwicklungsreihe würde Figur 5 (Taf. IV) mit den zwei Lagen keilförmiger, alternirend gestellter Entoblastzellen ein Mittelstadium bilden zwischen Figur 11 mit ihren drei Lagen und Figur 12 (Taf. II) mit dem charakteristisch beschaffenen Chordaentoblast.

Links und rechts vom Chordaentoblast (Taf. II, Fig. 12 *Enc*) beginnen die beiden Mesoblaststreifen (Me^2, Me^1), welche an die seitlichen, schräg gestellten Flächen der Medullarplatten angelagert sich den Seitenwandungen des Schnittes entlang bis zu den beiden oben erwähnten Urwirbeln (c^1) erstrecken. Zum genaueren Studium ihrer Ursprungsstelle verweise ich auf die bei stärkerer Vergrösserung dargestellte Figur 11 (Tafel III). Sie entstammt einer Schnittserie durch einen zweiten, etwa gleich alten Embryo und zeigt uns den Chordaentoblast auf einem nur um weniges weiter vorgerückten Stadium. Der letztere hat sich zu der nach dem Darmraum zu geöffneten Chordarinne (*Enc*) umgewandelt. Die seitlich gelegenen cylindrischen Zellen stossen mit ihrer Basis nicht mehr an die Medullarplatte an, sondern sind von ihr wie von dem angrenzenden parietalen Mesoblast durch einen kleinen Spalt getrennt. Wie in der früher beschriebenen Figur 3 Taf. III sind also auch hier zwei kleine Chordafalten entstanden, zwischen deren Blättern der Spalt sichtbar ist. Ihre freien Ränder haben sich den Rändern der Darmfalten, an welchen der Darmentoblast in das viscerale Blatt des Mesoblasts übergeht, so innig angeschmiegt, dass eine deutliche Grenze zwischen beiden nicht wahrzunehmen ist. Dagegen sind in geringer Entfernung davon die beiden mittleren Keimblätter durch einen engen Spalt, die Coelomhöhle (c), getrennt. Das Erscheinen der letzteren ist gewiss auf die Einfaltung der Medullarplatte zurückzuführen, deren seitliche Partieen, indem sie nach Aussen hervortreten, das parietale vom visceralen Blatt abgehoben haben.

Die nach vorn nächst folgenden Schnitte, welche uns in die Umbildung der Chordarinne zur Chorda einen Einblick gewähren, liefern eine Reihenfolge ähnlicher Bilder, wie die Figuren 4—6

(Taf. III) eines jüngeren Stadiums, und bedürfen, da sie keine Besonderheiten bieten, keiner näheren Beschreibung. Dagegen verdient noch besonders erwähnt zu werden ein Querschnitt durch die Region der Chordarinne von einem schon weit entwickelten Embryo, bei welchem sich am hinteren Ende des Körpers in geringer Entfernung von dem noch sichtbaren Blastoporus das Nervensystem bereits zu einem von oben nach unten etwas platt gedrückten Rohr geschlossen hat (Taf. IV, Fig. 3). Unter dem Nervenrohr ist die Chorda erst noch in Entwicklung begriffen. Man sieht die cylindrischen Zellen des Chordaentoblasts (*Enc*) zu einer tiefen Rinne zusammen gekrümmt. Die Ränder derselben stossen unmittelbar an die grossen Zellen des Darmentoblasts (*End*) an und scheinen mit ihnen eine continuirliche, das Darmlumen umschliessende Zellenschicht zu bilden. Von derselben sind die beiden Mesoblaststreifen — und hierin beruht ein bemerkenswerther Unterschied zu den früher erhaltenen Befunden — schon vollkommen abgelöst, indem an der Stelle, wo früher die Verbindung bestand, ein Spalt hindurchgeht und parietales und viscerales Blatt in einander umbiegen.

Wenn wir von der beschriebenen Stelle aus die Umwandlungen des Chordaentoblasts nach vorwärts nnd nach rückwärts weiter verfolgen, so sehen wir auch bei diesem Embryo, dass sich vorn die Rinne alsbald zum soliden Stab schliesst und dass unter ihr die grossen Zellen des Darmentoblasts zusammen rücken und die obere Darmwand bilden. Bei Verfolgung der Schnittserie nach rückwärts ist der Nachweis zu führen, dass die Mesoblaststreifen mit Chorda- und Darmentoblast eine Strecke weit verschmolzen sind.

Der abweichende Befund der Figur 3 ist leicht zu erklären. Der Gang, nach welchem normaler Weise die äusseren und inneren Blätter der Darm- und Chordafalten verlöthen, hat eine kleine zeitliche Abänderung erfahren. Die dem Darmlumen abgewandten Faltenblätter sind etwas vorzeitiger als gewöhnlich verschmolzen, wodurch sich die beiden Mesoblaststreifen früher isolirt haben. Die inneren Blätter dagegen sind in ihrem Verschmelzungsprocess zu Chorda und oberer Darmwand noch etwas zurück.

Jetzt erklärt sich mir auch eine Abbildung, welche Scott und Osborn von der Entwicklung der Chorda gegeben haben (l. c. Taf. IV, Fig. 7). Auf derselben ist ein von der Epidermis überzogenes Nervenrohr zu sehen, zu seinen beiden Seiten sind die Mesoblaststreifen schon vollständig aus ihren ursprünglichen Verbindungen losgelöst und, wie mir scheint, in der Differenzi-

rung zu Urwirbeln begriffen, denn parietaler und visceraler Mesoblast sind durch eine geräumige Höhle eine Strecke weit geschieden und in der Umgebung der Höhle aus langen cylindrischen Zellen, wie sie für die Urwirbel charakteristisch sind, zusammengesetzt. Die unter dem Rückenmark gelegene Chordaanlage ist zum Stab umgebildet, derselbe nimmt aber noch mit seiner unteren Fläche an der dorsalen Begrenzung des Darmlumens Theil und drängt sich zwischen die beiden Hälften des Darmentoblasts hinein, die noch nicht mit ihren Rändern in der Mittellinie verwachsen sind. Mir scheint der vorliegende Schnitt aus der hinteren Region eines ziemlich weit entwickelten Embryo zu stammen und dadurch ausgezeichnet zu sein, dass die Verschmelzung der inneren Blätter der Darmfalten, welche bei jüngeren Embryonen mit den übrigen Verwachsungen der Chorda und der Mesoblastblätter ziemlich gleichzeitig geschieht, aufgehalten worden ist.

Scott, Osborn und Bambeke haben auf die Veränderungen, welche während der dritten und vierten Entwicklungsperiode in der Umgebung des Blastoporus erfolgen, kein besonderes Studium verwandt; ein solches muss ihnen aber zu Theil werden, wenn man über das Wachsthum des Mesoblasts Klarheit gewinnen will. —

Wenn wir die im fünften Capitel mitgetheilten Beobachtungen zusammen fassen, so geht aus ihnen wohl mit genügender Sicherheit das eine Resultat hervor, dass das mittlere Keimblatt in derselben Weise, wie es sich zuerst angelegt hat, noch längere Zeit weiter wächst und sich vergrössert. Der im zweiten Abschnitt näher erläuterte Einfaltungsprocess in der Umgebung des Blastoporus nimmt seinen ungestörten Fortgang. Vom inneren Blatt der Urmundlippen und von der den Urmund verschliessenden Masse der Dotterzellen schieben sich nach wie vor Zellen zwischen die beiden primären Keimblätter hinein und dienen dem visceralen und parietalen Blatte des Mesoblasts zur Vergrösserung. Besonders lebhaft aber sind hierbei die Dotterzellen betheiligt, welche am hintern Ende des Embryo sich theilen und eine kleinzellige Wucherungszone herstellen.

Wenn man sich die beiden mittleren Keimblätter wieder von einander gezogen denkt, so dass ein kleiner Spaltraum zwischen ihnen sichtbar wird, dann kann man bei den älteren Embryonen vom Blastoporus und von dem hinteren Ende des Darmkanales aus in die beiden Spalträume eindringen und kann dann weiter in die

zwei Coelomsäcke gelangen, von welchen sich im vorderen Bereich des Embryo die Urwirbel abgeschnürt haben. Bei älteren Embryonen lässt sich demnach der Darmkanal vom Kopf bis zum Blastoporus in zwei Abschnitte sondern, in einen vorderen Abschnitt, welcher ringsum von Darmentoblast umgeben ist und in dessen Bereich sich die Chorda als runder Zellstrang entwickelt hat und der Zusammenhang mit den Mesoblaststreifen aufgehoben ist, und zweitens in einen hinteren Abschnitt, der zur Decke den Chordaentoblast hat und seitlich mit den Spalträumen in den mittleren Keimblättern communicirt. Man kann zweckmässiger Weise den einen Theil als secundären Darm, den anderen als mittleren Hohlraum des Urdarms oder als undifferenzirten Enddarm bezeichnen.

Die an den Zellenschichten des noch undifferenzirten Enddarms eintretenden Processe sind wieder ganz dieselben wie bei jüngeren Embryonen. Der Chordaentoblast mit den angrenzenden Theilen des parietalen Mesoblasts erhebt sich zu 2 Chordafalten. Die beiden Blätter derselben und der Darmfalten verschmelzen darauf in der früher angegebenen Weise. Nur in der zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Verschmelzungsacte ist jetzt eine an sich nebensächliche Veränderung wahrnehmbar. Während früher, die Verschmelzung der verschiedenen Blätter ziemlich gleichzeitig erfolgte, geschieht sie jetzt in zeitlichen Intervallen. Zuerst verbindet sich jederseits der Chordaanlage der parietale Mesoblast mit dem visceralen und trennt sich vom Mittelraum des Urdarms als Coelomsack ab. Dann erst legen sich die Ränder der Chordarinne zum Chordastab zusammen und zuletzt findet der Verschluss der beiden Ränder des Darmentoblasts zum secundären Darm statt.

Eine noch auffälligere Verschiebung in der Zeitfolge einzelner Entwicklungsprocesse ist zu constatiren, wenn wir die Entwicklung der Organe des äusseren und des inneren Keimblattes vergleichen. In der dritten von uns unterschiedenen Periode erfolgt die Differenzirung der Chorda zu einer Zeit, wo im Ektoblast die breiten Medullarplatten sich eben an ihren Rändern etwas einzufalten beginnen (Taf. III, Fig. 6). An älteren Embryonen sieht man in der Region des Wachsthums die genannten Organe ein verschieden rasches Tempo in ihrer Entwicklung einhalten, indem das Nervensystem den Anlagen des inneren Keimblattes immer mehr vorauseilt. So ist in Fig. 11 (Taf. III) die Medullarplatte schon tief rinnenförmig ausgehöhlt, während unter ihr der Chordaentoblast sich eben einfaltet, und auf einem noch älteren Sta-

dium (Taf. IV, Fig. 3) ist das Nervenrohr schon vollständig geschlossen an einer Stelle, wo die Chorda noch in der Anlage begriffen ist.

Derartige Erscheinungen sind von untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu den fundamentalen Vorgängen der Keimblätterbildung. Im Hinblick auf diese aber hat uns das Studium der Wachsthumszone am hinteren Ende älterer Embryonen wieder Bilder geliefert, die in überzeugender Weise für die Richtigkeit der Ansichten sprechen, welche in unserer Coelomtheorie über die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere ausgesprochen wurden.

b. Rana temporaria.

Als ich vor mehreren Jahren die Keimblattbildung bei Rana temporaria zu untersuchen begann, war ich weder in der Herstellung der Präparate noch in dem Verständniss einzelner eigenthümlicher Bilder, die ich erhielt, zu einem befriedigenden Ergebniss gelangt. Die Befunde indessen, welche mir die in Angriff genommene Entwicklung von Triton taeniatus, einem viel günstigeren Beobachtungsobjekt, darbot, haben mich wieder von Neuem veranlasst, den zuerst widerstrebenden Gegenstand vorzunehmen, um mir an ihm über eine Reihe von Fragen, welche augenblicklich noch der Controverse unterliegen, Gewissheit zu verschaffen. Auch wurde ich zur Ausdauer noch weiter dadurch veranlasst, dass die Forscher, welche sich in der letzten Zeit mit der Entwicklung des Frosches beschäftigt haben, Götte, Calberla und Balfour zu gerade entgegengesetzten Resultaten gelangt sind.

In seinem grossen Werke über die Entwicklungsgeschichte der Unke hat Götte[1]) wie schon vor ihm Remak, angegeben, dass das mittlere Keimblatt sich als eine einheitliche und zusammenhängende Schicht vom Darmdrüsenblatt sondere und dass alsdann ein mittlerer strangförmiger Theil von den Seitentheilen oder den Segmentplatten sich abspalte und zur Chorda werde. Gegen diese Angaben, welche mehr oder minder mit der älteren Auffassung der Keimblatt- und Chordabildung harmoniren, ist Calberla[2])

---

[1]) Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1865.

[2]) Calberla, Zur Entwickelung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morpholog. Jahrbuch Bd. III. 1877.

in seiner 1877 erschienenen Schrift: „Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten“ zu Felde gezogen. Er gewann eine Grundlage für seinen Angriff durch gelegentlich angestellte Beobachtungen an älteren 1,3 mm langen Embryonen von Rana, welche in ihrem vorderen Theil die erste Anlage der Chorda erkennen lassen, bei welcher aber im hintersten Theile noch nicht einmal die Differenzirung in die drei Keimblätter erfolgt war. In direktem Widerspruch zu Götte fand er, dass erstens die Chorda, wie bei Amphioxus, Petromyzon etc. aus dem mittleren Theil des primitiven inneren Keimblattes entsteht, mit ihm längere Zeit in unmittelbarem Zusammenhang getroffen wird und in allmäliger Abschnürung beobachtet werden kann, und dass zweitens die seitlich von der Chorda-Anlage gelegenen Theile des inneren Keimblattes allein sich in Mesoblast und sekundären Entoblast differenziren.

Den Angriff von Calberla hat Götte[1]) alsbald erwiedert. Er weist auf die Unvollständigkeit der Untersuchungen seines Gegners hin, welche die wichtigen frühesten Entwicklungsstadien unberücksichtigt gelassen haben, und hält auf Grund erneuter Prüfung in jeder Beziehung an seiner ursprünglichen Darstellung fest, indem er den Bildern Calberla's eine andere Deutung zu geben versucht. Die zahlreichen Abbildungen von Durchschnitten sehr junger und älterer Embryonen, welche Götte gibt, enthalten manche interessante Einzelheiten, welche nur, wie ich später zeigen will, eine ganz andere Deutung nothwendig machen.

In der Streitfrage zwischen Calberla und Götte nimmt der Forscher, welcher sich zuletzt über die Keimblattbildung der Anuren ausgesprochen hat, Balfour[2]) eine unentschiedene Stellung ein. In seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie referirt er die einander entgegengesetzten Ansichten und bemerkt von Götte, dass „er eine Reihe sorgfältiger Abbildungen seiner Schnitte gegeben habe, welche jedenfalls seine ursprüngliche Darstellung bekräftigen“, fügt aber hinzu: „Meine eigenen Beobachtungen sprechen zu Gunsten von Calberla's Angaben und soviel ich aus meinen Schnitten entnehmen kann, erscheint der Mesoblast

---

[1]) Götte, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XV. 1878. pag. 180—190.

[2]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II pag. 116—117.

nie als vollkommen continuirliche Schicht, sondern zeigt in der dorsalen Medianlinie stets eine Unterbrechung. Meine Beobachtungen stützen sich jedoch leider nicht auf eine hinlänglich grosse Reihe von Schnitten, um diese Frage hier definitiv zum Austrag bringen zu können".

Die Resultate, welche mir meine Untersuchungen geliefert haben und welche, um es gleich hervorzuheben, sich in jeder Hinsicht an die Resultate meiner Arbeit über Triton anschliessen, sind an zahlreichen Schnittserien, welche ich mit dem Spengel'schen Mikrotom anfertigte, gewonnen worden. Es wurden gewiss mehr denn 100 Embryonen der verschiedensten Stadien theils in frontaler, theils in sagittaler, theils in transversaler Richtung mikrotomirt. Die einzelnen Entwicklungsstadien, welche von der ersten Einstülpung der Gastrula bis zum Verschluss des Medullarrohrs untersucht wurden, verschaffte ich mir, indem ich in der üblichen Weise Froscheier künstlich befruchtete und in entsprechenden Intervallen zur Erhärtung einlegte.

Da die Conservirung und Verarbeitung der Amphibieneier, wie schon manche zu ihrer Enttäuschung erfahren haben werden, auf mannichfache Schwierigkeiten stösst, mögen hier gleich einige Worte über die angewandten Methoden ihren Platz finden. Zunächst ist die schonende Entfernung der dicken klebrigen Gallerthüllen ein mühsames Geschäft, das mit Geduld erlernt sein will. Um dies zu erreichen, bringe ich kleine Portionen des Laichs in nahezu kochendes Wasser (90—96° C.) für 5—10 Minuten. Dadurch wird das Ei coagulirt und in einem freilich geringen Grade erhärtet, während die Hülle und namentlich die innerste Dotterhaut brüchiger wird und sich ein wenig von der Oberfläche des Eies abhebt. Mit einer feinen, scharfen Scheere schneide ich dann unter Wasser Theile der Gallerthülle vom Ei ab, bis die innerste Dotterhaut selbst mit einreisst. Bei einiger Uebung gelingt es meist gleich mit dem ersten Schnitt dieses Resultat zu erreichen und durch Schütteln das Ei aus dem Riss in der Umhüllung herausschlüpfen zu lassen. Dasselbe wird in schonender Weise, da es noch ziemlich weich ist, mit einer Glasröhre aus dem Wasser herausgefischt und in 0,5 % Chromsäure oder in Alkohol von 70, 80, 90 Grad etc. erhärtet.

Eine bleibende Härtung gewinnen die Froscheier allein durch Chromsäure, welche mit dem Eiweiss eine Verbindung eingeht, so

dass sie auch in Wasser übertragen ihre Form nicht mehr verändern; doch werden sie brüchig und zerbröckeln leicht und zwar um so mehr, je länger sie in Chromsäure gelegen haben. Daher ist es rathsam die Objekte nicht mehr als 12 Stunden in einer höchstens 0,5 % Chromsäure zu belassen.

Anders verhält sich die Erhärtung in absolutem Alkohol; denn wenn aus ihm die Eier in dünnen Spiritus oder in Wasser gebracht werden, so verlieren sie wieder vollständig ihre Härte, werden weich und nehmen an Umfang sehr bedeutend zu, was wahrscheinlich durch eine Quellung der Dotterplättchen bewirkt wird. Die dünnen Stellen der Eiwandung sinken in Folge dessen leicht in den inneren Hohlraum hinein. In Alkohol konservirte Froscheier sind daher nicht für eine jede Einschlussmasse geeignet, sondern können nur in Massen von Paraffin etc. eingebettet werden.

Auf die weitere Anwendung von Farbstoffen hat die Härtungsmethode einen maassgebenden Einfluss. Während in Alkohol gelegene Objekte die schönsten Kernfärbungen liefern, lassen in Chromsäure erhärtete Froscheier sich nur äusserst mühsam und schlecht tingiren, so dass ich es vorzog ungefärbte Präparate zu zerschneiden und in Canadabalsam einzuschliessen. Auch ist die Färbung bei diesem Objekt in sofern überflüssig, als die Zellen in Folge der Pigmentirung und des Gehalts an stark glänzenden Dotterplättchen selbst in Canadabalsam vollständig deutlich bleiben.

Nicht unbeachtet zu lassen ist endlich der Einfluss, welchen das zur Härtung angewandte Reagens auf die Pigmentirung des Eies ausübt. Durch Chromsäure wird das Pigment theilweise und entsprechend der Koncentration der angewandten Säure zerstört. Daher tritt der Unterschied zwischen pigmentirten und unpigmentirten Zelllagen weniger scharf hervor. Da nun dieser Unterschied bei der Untersuchung der Keimblattbildung wohl berücksichtigt zu werden verdient, müssen zur Ergänzung auch Präparate von in Alkohol erhärteten Eiern, da bei ihnen das Pigment nicht verändert ist, zu Rathe gezogen werden.

Zur Einbettung der in Chromsäure konservirten Eier benutzte ich fast ausschliesslich die Calberla'sche Hühnereimasse. Dieselbe bietet hier den grossen Vortheil, dass die etwas bröckligen Zellschichten durch das Eiweiss fest zusammengekittet werden und nun in die feinsten Schnitte zerlegt werden können, ohne dass die Zellen auseinanderfallen und ihren Platz verändern können. In

die Höhlen im Innern des Eies dringt das Eiweiss auch ein, wenn das Präparat zuvor gut ausgewässert ist und längere Zeit in der Eiweisslösung verweilt hat. Sollte man beim Schneiden die Höhlungen nicht mit Eiweiss erfüllt und den Dotter noch bröcklig finden, so bringe man das nunmehr eröffnete Ei, nachdem es ausgewässert ist, zum zweiten Male zur Durchtränkung in die Calberla'sche Masse. Alkoholpräparate dagegen sind besser in Massen wie Paraffin einzubetten, da sie in der Eiweisslösung stark quellen und weich werden.

Ein ganz besonderes Augenmerk ist auf eine genaue Orientirung und Fixirung der zu schneidenden kugeligen Körper zu richten. Ich werde später zeigen, dass man schon auf den frühesten Stadien an den Eiern Bauch- und Rückenfläche, vorn und hinten wohl unterscheiden kann. Zur Fixirung des kleinen kugeligen Körpers in einer genau bestimmten Lage ist nun wieder die Eiweissmasse ein vortreffliches Hülfsmittel. Ich nehme einen kleinen Würfel von erhärteter Leber oder festgewordener Calberla'scher Masse, spüle den anhaftenden Spiritus in Wasser ab, trockne die obere Fläche des Würfelchens mit Filtrirpapier ab und bringe auf ihr mit dem Kopf einer Stecknadel eine Delle an, welche ich mit flüssiger Eiweisslösung benetze. Darauf wird das zu fixirende Froschei in einem Uhrschälchen mit Wasser vom Spiritus befreit, auf einen Streifen Filtrirpapier zum Abtrocknen des Wassers vorsichtig übertragen und mit einem feinen etwas angefeuchteten Haarpinsel auf dem Papier gedreht, bis es die gewünschte Lage eingenommen hat. Nun drücke ich die etwas feuchte Spitze des Pinsels auf die Oberfläche des Eies so an, dass sie etwas festhaftet, hebe das Objekt in die Höhe und bringe es in die oben beschriebene mit Eiweiss befeuchtete Delle des kleinen Würfels; ziehe den Pinsel weg und orientire mit Hülfe desselben, wenn es noch nöthig sein sollte, das Ei, bis es die gewünschte Lage eingenommen hat. Ein Tröpfchen absoluten Alkohols vorsichtig zugesetzt bringt das Eiweisströpfchen zum Gerinnen, wodurch das Ei auf dem Würfel befestigt ist. Die ganze Manipulation lässt sich bei einiger Uebung in kürzester Zeit ausführen. Schliesslieh wird das auf dem Würfel befestigte Ei, nachdem es ausgewässert ist, zur Einbettung in Calberla'sche Masse gebracht.

Zur Anfertigung der Schnitte verwendet man am besten ein Mikrotom, dessen Objektschlitten mit einer Vorrichtung zur allseitigen Verstellung des Objekts versehen ist. Denn nur so hat

man es in der Hand ungenügend orientirte Eier noch genauer zu orientiren und namentlich auch die Schnittrichtung während des Schneidens öfters zu ändern, was bei einem Gegenstand mit gekrümmten Flächen nothwendig ist, wenn man von einem möglichst grossen Theil des Objektes gute Querschnitte statt einer überwiegenden Anzahl schräger Schnitte erhalten will. Scharfe und deutliche Bilder aber werden nur von Schnitten gewonnen, die genau senkrecht zur Oberfläche durch das Ei hindurchgelegt sind.

Indem ich nach dieser ausführlichen, aber vielleicht für diesen oder jenen erwünschten Besprechung der von mir befolgten Methode zur Darstellung der Befunde übergehe, will ich dieselben in drei Kapiteln mittheilen. Das erste Kapitel behandelt die Keimblattbildung während des Gastrulastadiums, das zweite die Veränderungen an Eiern, an denen äusserlich die erste Anlage der Medullarplatte und die Rückenrinne zu sehen ist. Im dritten Abschnitt beschreibe ich erstens Eier mit einer schon wohlausgebildeten Medullarfurche und zweitens solche mit tiefem und nahezu geschlossenem Nervenrohr und solche, an welchen sich auf einem noch etwas weitern Stadium der Kopf vom übrigen Körper durch eine Furche abzusetzen beginnt.

Erstes Kapitel.

Auf dem Blastulastadium stellt das Froschei eine kugelige Blase dar, deren Wandung aus ungleich differenzirten Zellen besteht. Die eine Hälfte der Blase nämlich, welche man die animale nennt, ist dünnwandig und wird aus kleinen schwarz pigmentirten Zellen zusammengesetzt, welche in 3—4 Lagen mit einander verbunden sind. Die andere oder vegetative Hälfte zeigt eine stark verdickte Wandung aus viel grösseren dotterreichen polygonalen Zellen, welche theils pigmentfrei theils nur ein wenig in der Umgebung des Nucleus pigmentirt sind und in vielen Lagen locker zusammengehäuft einen hügeligen Vorsprung in den so eingeengten Hohlraum der Blastula bedingen. Wo die ungleich differenzirten Hälften der Kugeloberfläche zusammen treffen, vermitteln Zellen, welche Götte als Randzone der primären Keimschicht bezeichnet, einen Uebergang.

Zur Frage nach der zukünftigen Bestimmung der schon jetzt unterscheidbaren Theile will ich gleich hier Stellung nehmen und hervorheben, dass ich mit Götte, dem Hauptbearbeiter der Amphibienentwicklung, nicht ganz übereinstimme. Götte unterschei-

det die am animalen Pole gelegenen pigmentirten Formelemente als Embryonalzellen von den Dotterzellen, wobei er von der Ansicht ausgeht, dass die Embryonalzellen allein die morphologische Grundlage des Embryo, die Keimblätter, bilden, die gröberen Dotterzellen dagegen daran nicht theilnehmen, sondern im Embryo und in der Larve bis zu ihrem Verbrauche zu anderen Zwecken indifferent bleiben. Die animale Hälfte der Blastula ist für ihn der eigentliche Keim oder die primäre Keimschicht, welche mit einer besonderen Randzone in die zur Nahrung dienende Dotterzellenmasse übergeht. Götte erklärt sich mithin für zwei schon von Bär aufgestellte Sätze: 1. „dass das Froschei ebenso wie die Eier der anderen Wirbelthiere in Keim und Dotter, d. h. in eine morphologische Grundlage des Embryo und in eine dieselbe ernährende Substanz zerfalle, 2. dass jener Keim oder die eigentliche Embryonalanlage sich in Keimblätter spalte".

Nach meinen Untersuchungen ist eine derartige scharfe Trennung in Keim und Dotter, welche im Hinblick auf die Verhältnisse bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere aufgestellt worden ist, bei den Batrachiern nicht möglich. Denn einmal gehen animale und vegetative Zellen an der „Randzone Götte's", wie dieser auch hervorhebt, allmälig in einander über, zweitens aber wird von einem Theil der Dotterzellen das Epithel des Darmkanals, das innere Keimblatt, geliefert, und nur ein Theil wird als Reservematerial aufgebraucht. Die Dotterzellen sind also direkt an der Bildung des Embryo mit betheiligt, sie sind ebenfalls ein Theil des Keimes. So billige ich denn mehr einen Satz, welchen Götte an einer andern Stelle seines Buches in einem gewissen Widerspruch zu den oben angeführten Sätzen ausspricht. „Keim und Nahrungsdotter sind am Anfang ihrer Entwicklung als zwei mehr oder weniger ungleiche Hälften eines einheitlichen Ganzen aufzufassen, welche am Umfang des Eies mit ihren Rändern zusammenhängen, innen aber durch die Keimhöhle aus einander gehalten werden. Mit anderen Worten — Keim und Nahrungsdotter bilden anfangs eine einfache dickwandige Hohlkugel oder Blase".

Wie bekannt, entsteht aus dieser Blase durch Einstülpung die Gastrula. Die Einstülpung erfolgt an einer Stelle der Randzone, wo animaler und vegetativer Theil der Blastula zusammenstossen. Sie macht sich äusserlich bemerkbar durch eine scharfe Furche, welche auf ihrer einen Seite durch schwarz pigmentirte kleine Zellen, auf der anderen Seite durch grosse helle Dotterelemente begrenzt wird. Wie bei Triton nimmt die Furche bald die Form

eines Hufeisens (Taf. V, Fig. 3) an und umschliesst eine helle Dottermasse (*d*), welche der einzige von aussen sichtbare Rest der vegetativen Blasenhälfte ist, die sich mittlerweile fast vollkommen nach innen eingestülpt hat und von den sich stark in die Fläche ausbreitenden Zellen der animalen Hälfte umwachsen worden ist. Auf diesem Stadium sind schon die dorsale und die ventrale Fläche des Embryo vollkommen genau zu unterscheiden, indem die Krümmung des Hufeisens nach oben, die Oeffnung nach unten gekehrt ist. Es ist daher eine vollkommen genaue Orientirung behufs Anfertigung von Schnitten leicht möglich.

An etwas älteren Eiern, bei welchen der Process der Einstülpung weiter vorgeschritten ist, geht das Hufeisen allmälig in einen Kreis (Taf. V, Fig. 4) über, indem sich die Rinne ventralwärts ausdehnt, bis die beiden Enden zusammengestossen sind. Der kreisförmige Blastoporus ist jetzt noch ziemlich weit; die in ihm eingeschlossene, ihn ganz ausfüllende Zellenmasse ist der sogenannte Dotterpfropf (*d*), durch welchen der Eingang zur Gastrulahöhle bis auf eine kleine Spalte eingeengt, wenn nicht ganz verlegt wird. Auf den ersten Blick scheint es nun, als ob in dieser Periode die spätere Rücken- von der Bauchseite nicht mehr zu unterscheiden sei. Eine genauere Betrachtung lehrt indessen, dass der Dotterpfropf keinen gleichmässigen Anblick darbietet, insofern eine Hälfte ganz pigmentfrei ist und weissgelb aussieht, die andere aber ein wenig bräunlich pigmentirt ist. Ferner ist auch der an die weissgelbe Hälfte des Dotterpropfes angrenzende Theil des Eies viel schwärzer pigmentirt als die Umgebung der anderen Hälfte. Nach diesen Verschiedenheiten kann man sich über dorsal und ventral an der Kugeloberfläche orientiren, da die unpigmentirte Partie des Dotterpfropfes der Rückenfläche des Embryo zugekehrt ist.

Wer die Anlage des mittleren Keimblattes in ihrem Beginn kennen lernen will, muss sich schon dem Studium von Eiern mit einem weiten kreisförmigen Blastoporus zuwenden und durch dieselben in allen drei Richtungen des Raumes Durchschnitte anfertigen. Eine Auswahl von solchen ist in der Figur 10 auf Taf. V, sowie in den Figuren 1—3, 5, 8 auf Taf. VI dargestellt worden.

Für die Anuren gilt in noch viel höherem Grade der Satz, welchen ich schon für die Tritonen aufgestellt habe: dass noch ehe die Bildung der Gastrula überhaupt vollendet ist, sich im Umkreis des Blastoporus Veränderungen abspielen, welche mit der Anlage des mittleren Keimblattes zusammenhängen. Verschiedenartige Processe, welche beim Amphioxus sich zeitlich nach

einander vollziehen, wie die Entstehung des zweiblätterigen Keims und die darauf folgende Bildung des Mesoblasts durch Aussackung, fallen hier in Folge abgekürzter Entwicklung zeitlich zum Theil zusammen. Dadurch wird bei den Amphibien die Zellverschiebung, welche während der Gastrulation vor sich geht, kein einfacher, sondern ein mehr complicirter und schwieriger zu verstehender Process.

An einem sagittalen Schnitt, der in der Medianebene oder nahe derselben durch das Ei hindurch geführt worden ist (Taf. V, Fig. 10), sieht man, dass die Einstülpung noch nicht beendet ist, da noch zwei Hohlräume neben einander vorhanden sind 1) eine ziemlich ansehnliche Keimhöhle (*F*) und 2) eine spaltförmige kleinere Gastrulahöhle (*dh*). Soweit die erstere reicht, sind die beiden primären Keimblätter noch nicht zu gegenseitiger Berührung gelangt; zweiblätterig ist bis jetzt der Keim nur in der dorsalen Wand des Urdarms und ventralwärts in der Umgebung des Blastoporus geworden. Das sind zugleich auch die beiden Regionen, welche wir jetzt und auf den nächsten Stadien allein in Rücksicht auf die sich hier abspielenden Vorgänge zu untersuchen haben.

In der dorsalen Wand des Urdarms sind die beiden Keimblätter, wenn Schnitte nahe der Medianebene vorliegen (Taf. VI, Fig. 8), ziemlich von gleicher Mächtigkeit, ein jedes etwa 3—4 Zellenlagen dick, und setzen sich aus den gleichen Elementen zusammen, aus kleinen schwärzlich pigmentirten Embryonalzellen. Am Ektoblast kann man die an der Oberfläche gelegenen Zellen, welche cubisch und sehr pigmentreich sind, als ein besonderes Stratum, als eine Deckschicht von einer Grundschicht unterscheiden, im Entoblast (*Enc*) werden die Zellen nach dem blinden Ende des Urdarms zu etwas voluminöser und weniger pigmentirt und gehen in die grösseren Dotterzellen der ventralen Wand über.

In einiger Entfernung von der Medianebene ist an den Bildern von Sagittalschnitten eine sehr wichtige Veränderung wahrzunehmen (Taf. V, Fig. 9); es gesellt sich nämlich jetzt zu den zwei oben beschriebenen Blättern noch eine dritte einfache Zellenschicht (*End*) hinzu, welche die Begrenzung des Urdarms übernimmt. Sie setzt sich ziemlich scharf von den drei bis vier Zellenlagen ab, welche in dem zuerst beschriebenen Präparat den Urdarm begrenzten und unterscheidet sich von ihnen auch noch dadurch, dass die Elemente zwei bis dreimal so gross und fast frei von Pigmentkörnchen sind. In der Nähe des Urmundes (*) verschwindet die dritte

Schicht, sie verschmilzt mit der zweiten, so dass die dorsale Urmundlippe selbst wieder nur zweiblätterig ist. Querschnitte durch dieselbe Region (Taf. VI, Fig. 5) bestätigen uns das Gesagte. Wir erblicken hier 1) den sehr engen spaltförmigen Urdarm (*dh*), der auch noch eine sehr geringe seitliche Ausdehnung aufweist und 2) die durch eine Dotterbrücke von ihm geschiedene und noch nicht zum Schwund gebrachte Keimhöhle (*F*). Nur in ihrem mitteleren Theil setzt sich die dorsale Wand des Urdarms aus 2 Blättern kleiner pigmentirter Zellen zusammen, während sie zu beiden Seiten davon dreiblätterig wird durch eine neu hinzutretende Lage grosser wenig pigmentirter Dotterzellen (*End*). Diese hängen mit der eingestülpten Dottermasse (*D*), welche die ventrale Begrenzung des Darmspaltes abgiebt, zu beiden Seiten des letzteren zusammen.

Um uns bei der weiteren Beschreibung rascher verständigen zu können, will ich den einzelnen schon jetzt unterscheidbaren Theilen Namen geben, welche ich auch in der Tritonarbeit gebraucht habe, indem ich mir den Beweis für die Berechtigung dieser Namengebung für später vorbehalte, und so bezeichne ich 1) das den Urdarm in einem dorsalen Streifen begrenzende, aus drei bis vier Lagen pigmentirter Zellen bestehende Blatt (*Enc*) als Chordaentoblast; 2) die seitlich davon zur Begrenzung dienende Lage grosser Dotterzellen (*End*) und die mit ihnen zusammenhängende ventral gelegene Dottermasse als Darmentoblast und 3) die drei bis vier Lagen pigmentirter Zellen, welche sich im unmittelbaren Anschluss an den Chordaentoblast seitlich von ihm ausbreiten und sich zwischen Ektoblast und Darmentoblast trennend hineinschieben, als Mesoblast (*Me*). Zur Ergänzung der oben gegebenen Beschreibung bemerke ich jetzt noch, dass der Mesoblast sich über den Bereich des Urdarms hinaus beiderseits eine Strecke ventralwärts ausdehnt und zwischen äusseres Keimblatt und eingestülpte Dottermasse dazwischen schiebt, doch wird die Abgrenzung als besonderes Blatt allmälig etwas undeutlicher.

Beachtung verdienen auf dem vorliegenden Stadium endlich auch in frontaler Richtung durch den Blastoporus hindurch gelegte Schnitte, durch welche das Ei in eine dorsale und eine ventrale Hälfte zerfällt (Taf. VI, Fig. 1—3); sie belehren uns über die Veränderungen, die in der seitlichen und ventralen Umgebung des Urmundes vor sich gehen. Wie Figur 1 zeigt, ist die ringförmige, den Dotterpfropf umgrenzende Furche, welche dorsal in den Urdarm führt, seitlich nur wenig tief in die Dottermasse ein-

gegraben; ihre Tiefe nimmt ventralwärts (Fig. 3) immer mehr ab, was an einer Folge von Frontalschnitten sowie an einem Sagittalschnitt (Fig. 8) leicht zu erweisen ist. Es stimmt dies ganz gut überein mit der allmäligen Entwicklung der kreisförmigen Furche, wie sie bei äusserer Betrachtung des Eies verfolgt werden konnte.

In Bezug auf die Keimblattbildung ist hervorzuheben, dass bereits auf diesem frühen Stadium in der seitlichen und ventralen Umgebung des Urmundes drei gut gesonderte Zellenschichten zu erkennen sind, der Entoblast, der Mesoblast und die Dottermasse, welche wir zum Darmentoblast hinzurechnen.

Als Mesoblast bezeichne ich in Figur 1 drei bis vier Lagen kleiner pigmentirter, nach innen vom äusseren Keimblatt gelegener Zellen. Sie werden durch einen deutlichen Spaltraum von ihm geschieden mit Ausnahme des freien Randes der seitlichen Urmundlippen, wo beide Blätter, deren Zellen sich vollständig gleichen, in einander umbiegen. An Schnittserien kann man leicht die Continuität der hier und der bei Untersuchung der Decke des Urdarms als Mesoblast beschriebenen Zellenlagen nachweisen. Nach innen wird der Mesoblast von mehreren Lagen ansehnlich grosser, fast pigmentfreier Zellen bedeckt, die der eingestülpten Dottermasse angehören; dieselben überziehen auch nach der Ringfurche zu in einfacher Lage die Innenfläche der seitlichen Urmundlippen, wobei sie nach dem freien Rande der letzteren an Grösse abnehmen und in die kleinen pigmentirten Zellen übergehen. Danach findet in der Umgebung des Blastoporus ein Zusammenhang aller 3 unterscheidbaren Zellenblätter statt.

An einem noch mehr ventralwärts folgenden Schnitt (Fig. 3) ist die Ringfurche fast vollständig verstrichen; die Mitte des Bildes nimmt die Dottermasse (*d*) ein, deren oberflächlichster Theil von der Ringfurche umgeben, sich als in Bildung begriffener Dotterpfropf absetzt. Sie wird nach aussen von zwei Blättern pigmentirter kleiner Zellen bedeckt, die in der Umgebung der Ringfurche sowohl unter einander, als auch mit den oberflächlichen Zellen der Dottermasse zusammenhängen.

Einen Schnitt, der durch die ventrale Umgebung des Dotterpfropfs und zwar gerade durch die in Entstehung begriffene ventrale Urmundlippe in frontaler Richtung geführt ist, stellt Fig. 2 dar. Sie zeigt uns die Dottermasse von kleinen pigmentirten Zellen bedeckt, welche in der Medianebene eine einzige Masse bilden, seitlich davon aber deutlich in zwei Blätter getrennt sind; die mediane ungesonderte Partie entspricht der ventralen Urmund-

lippe, an welcher der Uebergang des Entoblasts in den Mesoblast stattfindet.

Um unsern Einblick in die Zellenvertheilung innerhalb des Keims noch mehr zu vervollständigen, müssen wir noch einen Blick auf die ventrale Hälfte des schon früher beschriebenen Sagittalschnittes (Taf. V, Fig. 10) werfen; dabei werden wir finden, dass ventral vom Blastoporus der Mesoblast sich nur eine kleine Strecke weit zwischen Entoblast und Dottermasse hineinschiebt und dass sich die beiden letztern alsdann eine Strecke weit unmittelbar aneinander lagern bis nahe an die vordere Fläche des Eies, wo vis à vis dem Urmund die Keimhöhle (*F*) noch erhalten und nach aussen nur vom Ektoblast überzogen ist.

Auf Grund der mitgetheilten Befunde lassen sich jetzt bereits schon zwei wichtige Sätze aufstellen. Erstens, der Mesoblast entwickelt sich bei den Anuren zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung noch nicht vollendet ist, und zweitens, er legt sich zuerst in der Umgebung des Blastoporus an.

Als nächstes Entwickelungsstadium untersuchte ich Eier, die einen engen Blastoporus, aber noch keine Anlage der Medullarplatten darbieten.

Bei ihnen ist der Einstülpungsprocess beendet, die Keimhöhle daher gänzlich geschwunden. Der Urdarm hat sich bedeutend vergrössert und bildet namentlich im zukünftigen Kopftheil des Eies eine ansehnliche Höhle. Die Wandungen des Keims bestehen allenthalben zum kleineren Theil aus zwei, zum grösseren Theil aus drei Keimblättern. Die dorsale Wand des Urdarms besitzt etwa die gleiche Mächtigkeit, wie auf dem vorhergehenden Stadium, während die ventrale Wand, da sich alles Dottermaterial hier und in der Umgebung des Blastoporus ansammelt, verdickt ist. Der letztere wird vollständig durch den Dotterpfropf geschlossen, das mittlere Keimblatt ist deutlicher abgegrenzt und hat sich über eine grössere Oberfläche ausgedehnt, indem es vom Blastoporus an weiter ventralwärts und nach vorn reicht, so dass nur in einem kleinen Bereich nach unten und vorn die beiden primären Keimblätter unmittelbar auf einander liegen. Diese Gegend ist zugleich die dünnste Stelle des Eies, welche bei unvollständig erhärteten Eiern am leichtesten einsinkt und so eine Delle an der Kugeloberfläche erscheinen lässt.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen die Figuren 4, 6, 9 und 7 auf Tafel VI. Figur 4 stellt einen durch den ventralen Theil des Blastoporus in frontaler Richtung hindurch gelegten

Schnitt dar, welcher etwa dem Schnitt Fig. 1 entspricht. Die seitlichen Urmundlippen, die durch eine tiefere Furche vom Dotterpfropf abgesetzt sind, enthalten an ihrer Innenfläche eine einfache Lage grosser, ziemlich pigmentfreier Dotterzellen (*End*), welche sich namentlich an Spirituspräparaten deutlicher vom pigmentirten Mesoblast abheben.

Dieser ist ein scharf markirtes Blatt, welches am Lippenrand mit Ektoblast und Entoblast verschmilzt und ventralwärts noch weit herabreicht.

In Figur 6 haben wir einen weiter dorsal gelegenen Frontalschnitt vor uns, welcher durch den vordersten Theil des Dotterpfropfs hindurchgeht. Der letztere steht hier ausser Zusammenhang mit den übrigen Dotterzellen, von deren ventraler Masse aus er nach oben gleichsam vorgeschoben ist. In Folge dessen führt die an der Oberfläche sichtbare Rinne direkt in den Urdarm hinein und die Lippen des Blastoporus gehen direkt in die Wand der Gastrula über. An dieser unterscheidet man deutlich drei Keimblätter. Zu innerst liegt der Darmentoblast, eine einfache Lage grosser unpigmentirter Zellen, die in grösserer Entfernung vom Blastoporus 2 — 3 Lagen dick wird. Seine Trennung vom Mesoblast und die Trennung des letzteren vom Ektoblast ist eine vollkommen scharfe. Von Wichtigkeit sind die Verhältnisse an den Urmundlippen, welche nicht wie an dem vorher beschriebenen Schnitte an ihrer ganzen Innenfläche von Entoblastzellen überzogen werden. Diese hören vielmehr schon in einiger Entfernung von dem Lippenrande auf an einer Stelle, welche häufig durch eine kleine Furche (*) markirt wird, wie wir bei weiter entwickelten Embryonen noch viel besser zu beobachten Gelegenheit haben werden. Es zieht sich also der Entoblast, welcher in der ventralen Umgebung des Urmunds bis an die Oberfläche des Eies vordringt, in der dorsalen Gegend mehr in das Innere des Eies zurück. Der von ihm unbedeckte Randtheil der Urmundlippe wird von einer einzigen Masse stark pigmentirter Zellen gebildet, welche nach Aussen in den Ektoblast, nach Innen in den Mesoblast übergehen.

In Figur 9 ist der Schnitt gerade durch die dorsale Urmundlippe in einer Richtung hindurchgelegt, welche durch die Linie *ab* im Sagittalabschnitt Fig. 7 angedeutet ist. In Folge dessen besteht der mittlere Theil der Gastrulawandung, welcher dem dorsal vorgeschobenen Dottermaterial (*D*) fest aufliegt, aus einer einzigen ziemlich dicken Masse pigmentirter Zellen (*Enc*), von

welchen die am meisten nach unten gelegenen sich besonders durch ihren Pigmentgehalt auszeichnen und indem sie eine cylindrische Form annehmen, zu einer einfachen Schicht in regelmässiger Weise zusammenschliessen. Seitlich davon zeigt uns die Wand der Gastrula die üblichen 3 wohl gesonderten Keimblätter. Die nun weiter nach vorn in einiger Entfernung vom Urmund folgenden Schnitte weichen von dem eben geschilderten Schnitt nur darin ab, dass die mittlere Zellenmasse, indem die beiden seitlichen Trennungsspalten sich bis zur Verschmelzung in der Mittellinie berühren, in 2 Blätter gesondert ist. Von diesen entspricht das innere, an das Dottermaterial angrenzende dem Chordaentoblast; an ihn schliessen sich beiderseits Mesoblast und Darmentoblast (*End*) an, wodurch die Wandung mit Ausnahme des mittleren Streifens dreiblätterig wird.

Zur Vervollständigung der an 3 Frontalschnitten gewonnenen Vorstellungen verweise ich jetzt noch auf den in Fig. 7 dargestellten Sagittalschnitt. Da derselbe etwa mit der Medianebene zusammenfällt, so enthält die rechts in der Figur gelegene Decke des Urdarms nur 2 Keimblätter, Ektoblast und Chordaentoblast, welche an der dorsalen Urmundlippe in einander übergehen. Die Uebergangsstelle (*ld*) ist wulstartig verdickt und entspricht der zusammenhängenden Zellenmasse, welche auf dem Frontalschnitt Fig. 9 beschrieben wurde. Auf mehr von der Medianebene entfernten, von mir nicht abgebildeten Sagittalschnitten sehen wir die Wandung plötzlich dreiblättrig werden, was wieder mit den Befunden der Frontalschnitte übereinstimmt. Auf der linken Seite der Fig. 7 ist die ventrale Urmundlippe (*lv*) durch eine mässig tiefe, aber viel deutlichere Furche als auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 8) vom Dotterpfropf abgesetzt. Von ihr aus dringt der Mesoblast als ein ziemlich dickes und scharf contourirtes Blatt zwischen Ektoblast und Dottermasse weit ventralwärts vor.

Schon in der Einleitung wurde von mir hervorgehoben, dass zwischen Anuren und Tritonen in der Entwicklung der Keimblätter eine Uebereinstimmung herrscht. Um hierfür den Nachweis zu führen, wollen wir jetzt die Befunde, welche wir von den zwei zur Untersuchung gelangten Stadien der Froschentwicklung erhalten haben, mit den entsprechenden Befunden aus der Tritonentwicklung vergleichen. Zu dem Zwecke lenke ich die Aufmerksamkeit auf die Abbildungen, welche ich in meiner Arbeit über Triton taeniatus auf Tafel II u. III gegeben habe. Die Vergleichung lehrt uns, dass zwar mehrere, aber nur nebensächliche Abweichungen

vorhanden sind, während die fundamentalen Vorgänge sich gleichen.

Die Verschiedenheiten zeigen sich in folgenden Punkten:

Bei den Tritonen bestehen die Keimblätter aus grossen Zellen, die gewöhnlich in einfacher Lage neben einander angeordnet sind. So werden der Ektoblast und der Chordaentoblast aus einer einfachen Lage grosser cylindrischer Zellen und das mittlere Keimblatt aus nur zwei Lagen ovaler oder polygonaler Zellen gebildet, von welchen die eine als parietaler, die andere als visceraler Mesoblast bezeichnet wurden. Bei den Anuren dagegen enthalten die Keimblätter viele und kleine, mehrfach übereinander geschichtete Zellen, wie denn das äussere und das mittlere Keimblatt, sowie der Chordaentoblast drei bis fünf Zellenlagen dick sind. Zweitens sind bei den Tritonen die Embryonalzellen nur durch Grösse und Form von einander unterschieden, während sich bei den Anuren der wechselnde Gehalt an Pigment noch als ein sehr auffälliges Merkmal hinzugesellt. Dort erleichtert die bedeutende Grösse und die einfache Lage der Zellen in den Keimblättern das Studium ihrer Entstehung; hier giebt der Pigmentgehalt der Embryonalzellen zur Entscheidung mancher Fragen einen guten Wegweiser ab. Bei den Anuren endlich erscheint die Entwicklung der Keimblätter noch mehr verkürzt als bei den Tritonen, da das mittlere Keimblatt bei jenen früher auftritt und sich über einen grösseren Theil der Eioberfläche ausbreitet, als bei diesen auf entsprechenden Stadien. So scheint es mir beim Frosch auf den zuletzt beschriebenen Stadien so weit angelegt, als bei Tritoneiern, die auf ihrer Oberfläche die Rückenrinne deutlich erkennen lassen.

Alle diese Unterschiede sind aber von ganz untergeordneter Bedeutung im Hinblick auf die Uebereinstimmung, welche in allen wesentlichen Punkten der Entwicklung herrscht. Solche wesentlichen Punkte sind:

1) Bei den Tritonen und Anuren setzt sich die Decke des Urdarms im Bereich eines Mittelstreifens, der sich vom Blastoporus bis zum Kopftheil erstreckt, aus 2 Keimblättern, Ektoblast und Chordaentoblast, zusammen. Bei den Tritonen (Tafel II Fig. 11 und Tafel III Fig. 1) ist der Chordaentoblast eine Lage hoher cylindrischer Zellen, bei den Anuren enthält er 3 bis 4 Lagen kleiner stark pigmentirter Zellelemente. In beiden Fällen biegt er am Rand der dorsalen Lippe des Urmunds direkt in den Ektoblast über. Sein Pigmentgehalt bei Anuren beweist, dass er

durch Einwanderung von Zellen der animalen Hälfte der Blastula entstanden ist.

2) Zu beiden Seiten des Mittelstreifens lässt die Wandung des Urdarms bei Tritonen und Anuren 3 resp. 4 Keimblätter erkennen. Als Grenze gegen den Darmraum sehen wir bei den Tritonen eine Lage sehr grosser polygonaler Dotterzellen, die in jeder Hinsicht von den Cylinderzellen des Chordaentoblasts unterschieden sind, bei den Anuren beobachten wir an ihrer Stelle eine einfache Lage kleinerer Zellen, die ventralwärts mit der Dottermasse zusammenhängen und sich, wenn auch nicht in ihrer Form, so doch durch das Fehlen des Pigments wieder sehr wesentlich von den stark pigmentirten Zellen des Chordaentoblasts als etwas Verschiedenes abheben. Sie stellen den Darmentoblast dar und stammen durch Einwanderung von den Zellen der vegetativen Hälfte der Blastula ab. Dafür spricht bei Anuren der Mangel der Pigmentirung und bei den Tritonen ihre Grösse und Uebereinstimmung mit den Elementen der ventral angehäuften Dottermasse. Ferner ist ganz besonders als ein übereinstimmendes Merkmal hervorzuheben, dass der Darmentoblast sowohl bei Tritonen als Anuren an keiner einzigen Stelle direkt in das äussere Keimblatt übergeht, sondern von ihm allenthalben in der Umgebung des Blastoporus durch den sich dazwischen schiebenden Mesoblast getrennt wird.

3) Der Mesoblast wird in beiden Fällen nach vorn vom Urmund paarig angelegt und geht (besonders bei den Anuren) in den sich zwischenschiebenden Chordaentoblast continuirlich über. Desgleichen lässt sich ein Zusammenhang seiner visceralen Zellschicht mit dem Darmentoblast an der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle namentlich aus später noch mitzutheilenden Befunden mit Sicherheit erkennen. Der Mesoblast entwickelt sich ferner am frühesten als zusammenhängendes Blatt vom Blastoporus und von beiden Seiten des Chordaentoblasts aus und verbreitet sich von hier allmälig über die ventrale Seite des Eies.

4) Ausser der paarigen Anlage des Mesoblasts haben wir noch bei Tritonen und Anuren auf eine unpaare Anlage aufmerksam zu machen. Sie entwickelt sich von der ventralen Lippe des Blastoporus aus ventralwärts, gehört also dem hinteren Ende des Embryo an und steht mit den paarigen Theilen lateralwärts und nach oben in Zusammenhang.

5) Wie bei den Tritonen sprechen auch bei den Anuren alle Verhältnisse dafür, dass der Mesoblast nicht von einem der primären Keimblätter durch Abspaltung gebildet worden sein kann. Vom Ektoblast kann er sich nicht abgespalten haben, da zwischen beiden zu allen Zeiten und mit Ausnahme der Urmundlippen überall ein schmaler Spaltraum zu beobachten ist; gegen eine Abspaltung vom Entoblast aber spricht die abweichende Natur der Zellen, der Pigmentgehalt auf der einen und der Pigmentmangel auf der anderen Seite. Denn die Annahme, dass sich das Pigment erst nach der Abspaltung in dem Mesoblast gebildet habe, würde vollständig aus der Luft gegriffen sein. Folglich kann der Mesoblast nur von den Stellen aus entstanden sein, wo er mit den übrigen Keimblättern zusammenhängt, in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts und er muss von hier aus zwischen die primären Keimblätter hineingewachsen sein, sich allmälig nach allen Seiten ausbreitend.

Hier lässt sich nun die weitere Frage aufwerfen, ob die Mesoblastzellen vom Ektoblast oder vom Darmentoblast abstammen, da mit beiden am Blastoporus ein Zusammenhang stattfindet. In der Arbeit über Triton hatte ich bei der Discussion dieser Frage beides für möglich gehalten und vorläufig eine doppelte Ursprungsquelle angenommen, glaubte aber, dass der Mesoblast sich vorwiegend von dem Entoblast aus vergrössere, weil mir einerseits das Zellenmaterial des Ektoblasts für die geforderte Leistung nicht auszureichen schien, andererseits die Dotterzellen sich mir in einer bestimmten Zone des Dotterpfropfs durch Theilung zu vermehren schienen. Die an den Froscheiern gesammelten Erfahrungen lassen eine bestimmtere Antwort zu. Der Pigmentgehalt ist hier entscheidend und weist uns darauf hin, dass die Mesoblastzellen von den Elementen der animalen Hälfte der Blastula abstammen müssen und dass nur vom Ektoblast aus eine Anlagerung neuer Elemente, ein weiteres Hineinwachsen, ausgehen kann. Die pigmentfreien Zellen des Darmentoblasts sind hierbei jedenfalls unbetheiligt. Ich muss also in diesem Punkte, durch welchen übrigens das Wesen des ganzen Vorgangs als eines Einfaltungsprocesses gar nicht berührt wird, eine Correctur in der Auffassung, welche in der Arbeit über Triton ausgesprochen wurde, eintreten lassen. Im Uebrigen habe ich auch dort nicht nur beide Möglichkeiten zugegeben, sondern mich sogar selbst für zwei Bezugsquellen des Mesoblasts ausgesprochen.

Wenn wir jetzt aus der vorgenommenen Vergleichung das

Endresultat ziehen, so ergibt sich uns beim Frosch und beim Triton, abgesehen von Differenzen in sehr untergeordneten Verhältnissen, eine vollständige Uebereinstimmung in Bezug auf alle wesentlichen Vorgänge in der Bildung des mittleren Keimblatts, und ich glaube auf Grund der beschriebenen Befunde und der an sie angeknüpften Erörterungen den Entwicklungsprocess, wie er sich am Froschei abspielt, in folgender Weise beschreiben zu dürfen: Die Gastrulaeinstülpung beginnt an den Grenzen der animalen und vegetativen Hälfte der Blastula und führt zu dem Ergebniss, dass der eine dorsale Theil der eingestülpten Blase aus pigmentirten animalen Zellen, der andere ventrale und seitliche Theil aus vegetativen Zellen besteht. Anfänglich stellt die sich entwickelnde Gastrula einen Doppelbecher dar, dessen innere Wand nur in der Umgebung des Blastoporus der äussern Wand anliegt, sonst aber noch durch einen weiten Zwischenraum, die Keimhöhle, getrennt ist. Schon von diesem frühen Stadium an wird der Verlauf der weiteren Invagination ein viel complicirterer, es wachsen nämlich an der dorsalen Seite der Gastrula animale Zellen aus der inneren Wand des Doppelbechers längs zweier paralleler Linien hervor, die in geringer Entfernung von der Mittellinie von dem Blastoporus eine Strecke nach dem zukünftigen Kopfende des Embryo reichen; sie bilden zwei blattartige Massen, die sich zwischen innere und äussere Wand des Doppelbechers trennend hineinschieben. Von jetzt ab beginnen also drei Anlagen sich gleichzeitig in dem vom äusseren Blatt des Doppelbechers umgrenzten Raum auszubreiten. Erstens weitet sich der eigentliche Hohlraum der Gastrula oder der innere Becher unter Verdrängung der Keimhöhle aus, und zweitens schieben sich gleichzeitig die beiden Mesoblastanlagen immer weiter ventralwärts und nach vorn zwischen die Doppelwandungen hinein. Ihr Hineinwachsen erfolgt nunmehr nicht allein von dem dorsalen Rand des Blastoporus aus, sondern auch von seiner ventralen Umrandung in demselben Maasse, als sich die hufeisenförmige Rinne in eine kreisförmige umwandelt.

Wenn wir uns die aus der inneren Wand des Doppelbechers als zwei Anhänge hervorwachsenden Mesoblastmassen in zwei Blätter gespalten denken, wie dies ja auf späteren Entwickelungsstadien mit dem Sichtbarwerden der Leibeshöhle geschieht, dann finden wir, dass die Einstülpung bei der Gastrulation eine complicirtere als bei wirbellosen Thieren ist; denn es entsteht durch sie alsbald ein dreigetheilter Raum: ein weiterer Mittelraum, der

später zum Darm wird, und zwei engere Nebenräume, aus welchen später die Coelomsäcke hervorgehen; der erstere ist von den letzteren durch zwei Falten, die von der Bauchseite des Embryo ausgehend bis zur Rückenseite nahe der Medianebene emporreichen, unvollständig getrennt. Alle drei Räume öffnen sich am Blastoporus nach aussen. Bei der Gastrulation der Amphibien haben wir es mit einem Worte nicht mit einer einfachen, sondern einer dreifachen Einfaltung zu thun. Die zwei seitlichen Aussackungen liefern die paarigen Mesoblastanlagen, die als Ausgangsbildung vorhandene mittlere Einsackung liefert das Darmdrüsenblatt mit Ausnahme eines unpaaren dorsalen Streifens animaler Zellen, welcher sich zwischen die beiden Mesoblastsäcke hineinschiebt und zum Chordaentoblast wird.

Geschichtliches. Von der hier von mir gegebenen Darstellung und Deutung weichen die Angaben meiner Vorgänger in jeder Beziehung ab. Ich beschränke mich allein auf eine Darlegung und Kritik der von Götte[1]) vertretenen Ansichten. Götte lässt eine zusammenhängende Zellenmasse sich in das Innere der Blastula einstülpen, welche er secundäre Keimschicht nennt, und er stellt sich den Keim, wenn die Rusconi'sche Oeffnung verwachsen ist, als eine doppelwandige Blase vor, in welcher die Dotterzellenmasse, mit einem Theil der Innenwand verwachsen, eingeschlossen ist. An der secundären Keimschicht lässt er die Zellenlage, welche den Darm auskleidet, alsbald sich in einem festeren Gefüge von den übrigen mehr locker zusammenhängenden Embryonalzellen (Mesoblast) absondern und das Darmblatt bilden. Er bezeichnet dasselbe als eine Abscheidung von der freien Fläche seines Mutterbodens und vergleicht es der Deckschicht des äusseren Keimblatts. Ferner lässt er es gleich nach seiner Absonderung an seinen Berührungsstellen mit der Dotterzellenmasse verschmelzen, welche letztere er als einen vom Keim verschiedenen Theil und als Ernährungsmaterial des Embryo auffasst. Den nächsten Grund für diese nachträgliche Verschmelzung findet er darin, dass die Darmblattzellen bei ihrer relativen Unthätigkeit sich ihrem Wesen nach in demselben Maasse den Dotterzellen nähern, als sie sich von den umgebenden Elementen entfernen, welche bei der raschen Entwickelung der betreffenden Anlagen sich andauernd verändern.

Der Darstellung Götte's kann ich in keinem Punkte zu-

---

[1]) Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. pag. 122—145.

stimmen. Erstens finde ich zu allen Zeiten die Zellen des Darmdrüsenblattes mit der Dottermasse in Verbindung, so dass von einer erst nachträglich erfolgenden Verschmelzung nicht die Rede sein kann. Zweitens sehe ich, wenn der Mesoblast sich entwickelt, auch schon das Darmdrüsenblatt als eine besondere Zellenlage vorhanden und von Anfang an durch mangelnde Pigmentirung von den pigmentirten Mesoblastzellen unterschieden. Ausserdem hat Götte viele Verhältnisse übersehen, da er die Mesoblastentwicklung nicht von Anfang an Schritt für Schritt bei seinen Untersuchungen verfolgt hat. So ist ihm denn verborgen geblieben 1) die Art und Weise, wie vom Blastoporus aus der Mesoblast sich allmälig über die Eioberfläche ausdehnt, 2) seine dorsal vom Blastoporus paarige und ventral von ihm unpaare Anlage. Verborgen geblieben ist ihm auch 3) das Vorhandensein des von mir als Chordaentoblast bezeichneten Mittelstreifens, sowie 4) das gegenseitige Verhalten der Keimblätter am Blastoporus. Indem so Götte von vornherein auf keinem festen Boden steht, erklärt sich nun auch seine Stellung, welche er in Betreff der Chordaentwicklung einnimmt, eine Frage, welcher wir uns in einem zweiten Kapitel jetzt zuwenden wollen.

Zweites Kapitel.

Die Eier, welche in diesem Abschnitte untersucht werden sollen, sind leicht an folgenden äusseren Merkmalen zu erkennen:

Der Blastoporus, welcher auf dem letztbeschriebenen Stadium noch deutlich als runder weisser Fleck hervortrat, verkleinert sich rasch in solchem Maasse, dass der von ihm umschlossene Dotterpfropf kaum noch als weisses Pünktchen auf schwarzem Untergrund zu bemerken ist und sehr leicht übersehen werden kann. Während dieser kurz andauernden Entwicklungsperiode kann man sich über oben und unten an dem immer kugelig bleibenden Ei nicht mehr orientiren. Eine Orientirung wird erst wieder möglich, wenn auf der Oberfläche zwei Gebilde sichtbar werden, die Rückenrinne und die erste Anlage der Medullarplatten. Die Rückenrinne (Taf. V, Fig. 5 *t*) bildet sich etwas früher und verläuft in gerader Richtung vom Blastoporus nach dem Kopfende des Eies; sie ist aber ausserordentlich viel schwerer als bei den Tritonen wahrzunehmen, einerseits weil sie weniger ausgeprägt, ja oft kaum angedeutet ist, und andererseits weil die glänzende schwarze Pigmentirung der Eioberfläche ein genaueres Erkennen stört.

Etwas später grenzt sich am Kopfende des Eies die Hirnplatte durch einen quer verlaufenden Medullarwulst ab, der sich in zwei nach rückwärts gerichtete Schenkel fortsetzt. Der von ihnen eingeschlossene Raum wird durch die Rückenrinne in eine linke und rechte Abtheilung zerlegt.

An der Art gekennzeichneten Eiern ist es nun wieder leicht, nach verschiedenen Richtungen genau orientirte Schnitte anzufertigen, an welchen wir uns erstens mit der Umbildung des Chordaentoblasts und zweitens mit den Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus bekannt machen wollen.

1. Rückenfläche des Embryo. (Taf. VII).

Auf einem Querschnitt durch den Rückentheil des Embryo (Taf. VII Fig. 1), nahe dem Kopfende, ist der Ektoblast nur aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, aus einer unteren Lage cylindrischer und einer oberflächlichen Lage mehr cubischer Zellen. Gleichzeitig ist er in der Medianlinie ein wenig verdünnt, wodurch eine kleine Einsenkung an der Oberfläche, die Rückenfurche (*t*) hervorgerufen wird. Grade unter ihr und durch eine nach oben convexe Linie von ihr abgesetzt liegt eine Zellenmasse (*ch*), in welcher sofort die Anlage der Chorda erkannt wird. Sie wird seitlich von der linken und der rechten Hälfte des Mesoblasts, welcher im vorderen Theil des Embryo sehr verdünnt ist und nur aus 2—3 Lagen cubischer Zellen besteht, durch zwei Linien getrennt, welche von den beiden Enden des oben erwähnten convexen Bogens in verticaler Richtung nach abwärts reichen. Der Entoblast (*End*) ist an senkrecht geführten Schnitten als ein besonderes Blatt gut zu unterscheiden, enthält aber nur eine einzige Lage sehr stark abgeplatteter Zellen, welche sich durch geringe Pigmentirung auszeichnen und daher als ein weisslicher Streifen den pigmentirten Mesoblast gegen den Darmraum abgrenzen. In geringer Entfernung von der Medianlinie verändern die Entoblastzellen auf der mit zwei Sternchen bezeichneten Strecke ihren Charakter, werden cubisch und mit Pigmentkörnchen erfüllt; namentlich aber ist hervorzuheben, dass sie von der oben beschriebenen Chordaanlage durchaus nicht zu trennen sind. Diese erscheint auf dem vorliegenden Stadium und im vorderen Bereich des Embryo durchaus als eine leistenförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes, welche sich zwischen die beiden Mesoblastmassen trennend hineinschiebt.

Einen ähnlichen Befund bietet Figur 4, ein durch die Mitte

der Chorda geführter Schnitt. Der Mesoblast hat an Dicke zugenommen. Die Chordaanlage (*ch*) ist mit dem Darmdrüsenblatt (*End*) verbunden, dessen Zellen an der Verschmelzungsstelle und auch noch eine kleine Strecke seitlich davon pigmentirt sind.

Je weiter wir von hier eine Schnittserie nach rückwärts verfolgen, um so mehr verändert sich der Befund in einer sehr charakteristischen Weise, welche in sehr zahlreichen Fällen ein wie das andere Mal beobachtet wurde. So sehen wir in Figur 2, wie rechterseits von der Chordaanlage und in geringer Entfernung von ihr eine Abgrenzung zwischen Entoblast und Mesoblast plötzlich nicht mehr möglich ist und wie beide Keimblätter, wenn auch nur eine kleine Strecke (*) weit, unter einander verschmolzen sind. Auch fällt diese kleine Strecke (*) noch dadurch besonders in die Augen, dass auf ihr das Darmdrüsenblatt an seiner unteren Fläche eine kleine Vertiefung, oder wenn wir uns die Verhältnisse räumlich vorstellen, eine Furche besitzt. Auf der linken Seite der Figur entspricht der Befund noch ziemlich der von Figur 4 gegebenen Beschreibung.

Noch charakteristischer ist das Bild eines wenig weiter nach dem Blastoporus zu gelegenen Querschnittes (Fig. 3). Die Chordaanlage (*ch*) erscheint hier in der Form eines Quadrates, dessen unterste Zellenlage an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt und sich beiderseits bis zu den mit einem Stern (*) gekennzeichneten Stellen in eine einfache Lage von 5—7 cubischen, pigmentirten Zellen (*Enc*) fortsetzt. Diese Lage ist von dem darüber befindlichen Mesoblast durch einen Spaltraum, der in den verticalen seitlichen Begrenzungsspalt der Chorda umbiegt, geschieden; desgleichen ist sie aber auch an dem bezeichneten Ort * von dem Darmdrüsenblatt ein wenig abgesetzt und lässt sich nicht direct in dasselbe weiter verfolgen. Das eine mit der Chorda verbundene mittlere Zellenblatt (*Enc*) ist pigmentirt, das seitliche (*End*) dagegen ist mit Ausnahme der nächst angrenzenden Zellen pigmentfrei. Das eine gehört, um an früher gebrauchte Bezeichnungen zu rascherer Verständigung anzuknüpfen, dem Chordaentoblast, das andere gehört dem Darmentoblast an. Wo ersteres mit den beiden seitlichen Blättern zusammenstösst, sind wieder zwei bemerkenswerthe kleine Stellen (*) gegeben, an welchen eine Verschmelzung des Mesoblasts mit den Begrenzungszellen des Darmraums beobachtet wird. Auch ist hier wieder die am vorigen Präparat beschriebene Furche und jetzt noch deutlicher als dort vorhanden, sie wird, wie man hier klar sieht, dadurch bedingt, dass der Darmentoblast um seine

eigene Dicke weiter in die Darmhöhle als der Chordaentoblast vorspringt. Wollte man die Spaltlinien, durch welche der Mesoblast von beiden getrennt wird, in gerader Richtung verlängern, so würden sie sich nicht treffen, sondern um Zellenbreite an einander vorüberziehen. Zwischen beiden Spaltlinien nun liegt die wichtige Stelle (*), welche durch eine Einschnürung nach dem Darm zu gekennzeichnet die Verschmelzung des Mesoblasts mit dem Chorda- und dem Darmentoblast aufweist.

Wie in dem abgebildeten Fall, liess sich noch an vielen anderen Präparaten wahrnehmen, dass sich die cubischen Zellen sowohl des Chorda- als auch des Darmentoblasts nach entgegengesetzten Richtungen zu schräg stellen und an die Mesoblastzellen angrenzen. Es ist ein Bild, wie es entstehen müsste, wenn zwei aus zwei einfachen Zellenblättern bestehende Falten mit ihren Rändern, an welchen die Zellen des einen in die Zellen des andern Blattes umbiegen, auf einander treffen.

Die Sagittalschnitte durch das vorliegende Stadium führe ich noch dem Leser in den Figuren 10—12 Tafel VI vor. Der erste Schnitt, welcher mit der Medianebene zusammenfällt, lässt an der Decke des Darms nur zwei Zellenblätter, Ektoblast und Chordaentoblast, erkennen, welche an der etwas verdickten dorsalen Blastoporuslippe in einander umbiegen. Die ventrale Lippe stellt einen dicken Zellenwulst dar, aus welchem sich die drei Keimblätter gesondert nach abwärts erstrecken. Auf einem nur wenig seitlich geführten Schnitt (Fig. 11), von welchem noch der Umschlagsrand der seitlichen Blastoporuslippe getroffen wurde, bemerken wir drei Zellenblätter; wir sind jetzt in die Gegend der Mesoblastanlage (*Me*) gelangt, welche nach abwärts von einem einschichtigen Blatt pigmentirter Zellen (*Enc*) bedeckt wird. Letzteres entspricht der Zellenlage, in welche sich der Chordastreifen nach beiden Seiten zu fortsetzt. In der Gegend der seitlichen Blastoporuslippe sind alle drei Keimblätter verschmolzen, um dann wieder weiter ventralwärts gesondert aufzutreten. An dem dritten Sagittalschnitt endlich, welcher noch mehr seitlich in einiger Entfernung vom Urmund geführt worden ist, schiebt sich das mittlere Keimblatt vom Rücken bis zur Bauchfläche als eine überall getrennte Schicht zwischen Ektoblast und Darmentoblast hinein, welcher letztere jetzt aus unpigmentirten Zellen besteht und ventralwärts in die Dotteransammlung übergeht.

G e s c h i c h t l i c h e s. Wenn wir jetzt zum Vergleich die Beschreibungen anderer Forscher heranziehen, so bemerken wir, dass

Calberla diese frühen Stadien nicht untersucht hat, und dass Götte und andere die Befunde, welche ich an zahlreichen Schnittserien stets in derselben Weise constatiren konnte, übersehen haben. Einzelne kurze Angaben, welche Götte macht und mit zwei Abbildungen [1]) illustrirt, kann ich mit meinen Beobachtungen in keine Uebereinstimmung bringen. Götte lässt nämlich vor der Chordabildung, worin ich ihm schon oben entgegen getreten bin, die drei Keimblätter von einander gesondert sein und lässt das Darmblatt durch das feste hautartige Gefüge seiner Zellen sich von der lockeren Zellenmasse des mittleren Keimblattes unterscheiden. Die Lockerung der Zellen des Mesoblasts muss hier wohl ein Kunstprodukt sein, hervorgerufen durch das Eindringen der zum Schneiden benutzten Einbettungsmasse. Den mittleren Theil des Mesoblasts lässt Götte verdickt sein und eine mediane Kante bilden, welche den darüber liegenden Ektoblast von unten her eindrückt. Er bezeichnet ihn als Axenstrang. Derselbe entspricht unserem Chordaentoblast und gleicht ihm bis auf den wichtigen Punkt, dass unter ihm das Darmblatt als eine gesonderte Bildung vorhanden sein soll. Auf der folgenden Entwicklungsperiode, auf welcher der Keim bedeutend dünner geworden ist, soll sich der Axenstrang als Anlage der Wirbelsaite von den beiden Seitentheilen des mittleren Keimblattes oder den Segmentplatten trennen und so ein allseitig isolirtes Gebilde darstellen, da die Trennung vom Darmblatte schon vorher bestand. Die hauptsächlichen Differenzpunkte zwischen Götte und mir bestehen also erstens darin, dass ich die Angabe, es bestände in der Mittelzone des Keimes ein gesondertes Darmdrüsenblatt als unrichtig bezeichnen muss, und zweitens darin, dass Götte die seitlich von der Chordaanlage in einer bestimmten Region des Keims gelegenen Stellen, welche ich mit einem Sternchen in meinen Abbildungen überall bezeichnet habe, nicht beobachtet hat.

Beurtheilung der Befunde. Was bedeuten nun die von mir beschriebenen eigenthümlichen Bilder? Auf dieselben fällt Licht, wenn wir sie mit den in meiner Tritonarbeit gegebenen Abbildungen vergleichen, welche ich auf Taf. III (Fig. 1—5) nachzusehen bitte. Dieselben machen freilich auf den ersten Blick einen etwas abweichenden Eindruck; doch beruht dies allein auf dem Hervortreten des einen untergeordneten Momentes, dass beim

---

[1]) Götte, Beiträge etc. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XV. Taf. X. Fig. 47 u. 48.

Triton und beim Frosch die Ausgangsbildungen etwas verschiedene sind, indem dort der Chordaentoblast eine einfache Schicht cylindrischer Zellen ist (Fig. 1), hier aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Elemente zusammengefügt ist (Fig. 3). Hiervon und von den daraus sich weiter ergebenden Verschiedenheiten abgesehen, ist die Uebereinstimmung in der Umbildung des Chordaentoblasts beim Triton und beim Frosch eine ziemlich vollständige. Man vergleiche zunächst Figur 3 der beiden Arbeiten mit einander. In beiden Fällen ist die Chordaanlage vom äussern Keimblatt durch eine bogenförmige Linie abgegrenzt, von deren beiden Enden eine verticale Spalte nach abwärts geht und eine Trennung gegen den Mesoblast bewirkt. Die Trennung ist aber noch eine unvollständige, denn am unteren Ende der Spalte sehen wir bei Triton die cylindrischen Zellen des Chordaentoblasts in das parietale Blatt des Mesoblasts umbiegen. Auch beim Frosch fehlt ein derartiger Zusammenhang nicht, nur dass er etwas seitlich von der Chordaanlage an die mit einem Stern bezeichneten Stellen verlegt ist. Dies rührt daher, dass die verticalen Spalten an ihrem unteren Ende rechtwinkelig umbiegen, was bei Triton nicht der Fall ist, sich noch eine kleine Strecke weit in horizontaler Richtung fortsetzen und dadurch bis zu der kleinen Communicationsstelle (*) eine Schicht cubischer Zellen vom Mesoblast abtrennen. Da nun bei Triton ohne Frage die 2 verticalen Spalten durch eine Einfaltung des Chordaentoblasts zur Bildung der zwei Chordafalten entstanden sind, werden wir auch beim Frosch die Ursache für die zwei verticalen, nach unten horizontal umbiegenden Spalten in einer Einfaltung zu suchen haben. Der Faltenrand würde dann an den Stellen * liegen, wo die cubische Zellenlage in den Mesoblast übergeht. Bei Triton würden wir ein ähnliches Bild wie beim Frosch gewinnen, wenn wir uns die 2 Chordafalten verlängert und dann noch eine Strecke weit in horizontaler Richtung umgebogen denken. Ferner besteht in beiden Fällen ein Zusammenhang zwischen Darmentoblast und Mesoblast. Von ganz nebensächlicher Natur und aus der verschiedenen Beschaffenheit der Zellen zu erklären ist der Unterschied, dass bei Triton die Chordaanlage an ihrer unteren Fläche in Folge des Einfaltungsprocesses mit einer Furche versehen ist, während eine solche beim Frosch kaum angedeutet wird.

Zur Beurtheilung des nächst weiter entwickelten Stadiums vergleiche man Figur 4 (Triton) und Figur 2 mit einander. Hier hat sich sowohl beim Triton als beim Frosch der Mesoblast vom Darm-

und Chordaentoblast abgetrennt und es sind die ursprünglichen Communicationsstellen (*) nur noch schwach angedeutet.

Auf einem dritten Stadium endlich (Fig. 5 u. Fig. 4) sehen wir die Scheidung ganz vollzogen und Darm- und Chordaentoblast verschmolzen. Beim Triton und beim Frosch können jetzt die Querschnittsbilder die Vorstellung erwecken, als sei die Chordaanlage durch eine Verdickung des Darmdrüsenblattes gebildet worden.

Nachdem wir so im wesentlichen eine Uebereinstimmung der Befunde bei beiden Vertretern der Amphibien dargethan haben, werden wir auch zu derselben Erklärung greifen und die Abtrennung der Chorda vom mittleren Keimblatt auf einen Einfaltungsprocess zurückführen müssen, da nur so die von mir geschilderten Bilder sich verstehen lassen. Für den Frosch ist hierbei als eine Besonderheit die Erscheinung anzuführen, dass die zwei Chordafalten grösser werden und sich eine Strecke weit seitlich über den Bereich eines compacten mittleren Theils hinaus horizontal umbiegen; der mittlere Theil allein wird zur Chorda, während ein anderer Theil des Chordaentoblastes einen mittleren Streifen an der Decke des Darmkanals bildet und sich so zum Darmentoblast ergänzend hinzugesellt. Beim Triton dagegen schien mir der dorsale Verschluss des Darmkanales allein durch das Vorwachsen der zwei Darmfalten nach der Mittellinie zu bewirkt zu werden ohne Betheiligung von Zellen des Chordaentoblasts.

2. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus.

Nach Untersuchung der Rückenfläche des Embryo sei jetzt noch unser Augenmerk auf den Blastoporus und seine nächste Umgebung gerichtet. Figur 6 auf Tafel VII zeigt uns einen Frontalschnitt durch den ungemein engen Blastoporus, welcher von dem entsprechend verkleinerten Dotterpfropf ganz ausgefüllt wird. Die Urmundlippen sind verdickt und lassen uns wieder einen Zusammenfluss aller drei Keimblätter wahrnehmen. Das Darmblatt hört schon in einiger Entfernung vom Urmund auf an einer Stelle (*), welche öfters in einer recht auffälligen Weise durch eine Einkerbung bezeichnet wird, und schlägt sich hier in die ihm anliegende Zellenlage des mittleren Keimblattes um. Die Oberfläche der Urmundlippen wird, wo sie an den Dotterpfropf angrenzt, von einer besondern Lage regelmässig cubischer Zellen, die pigmentirt sind, eingenommen. Man kann sich verleiten lassen, dieselbe als eine Fortsetzung des Darmblattes zu betrachten,

was nicht richtig ist, denn sie hört an der oben erwähnten Einkerbung auf; vielmehr ist sie nichts anderes als eine Fortsetzung der Deckschicht des Ektoblasts noch eine Strecke in den Urmund hinein, woselbst ihre Elemente im Vergleich zu den an der freien Oberfläche des Eies gelegenen an Höhe zunehmen.

Der Mesoblast hat jetzt vom Urmund aus schon fast die ganze Oberfläche des Eies umwachsen (Taf. V, Fig. 1) mit Ausnahme einer kleinen vorn und ventral gelegenen Gegend, wo sich die beiden primären Keimblätter berühren. An Schnitten, die durch den Urmund und diese Gegend zugleich hindurch gehen, erscheint er als eine vollständig paarige Anlage, deren zwei Hälften hinten durch den Eingang in den Urdarm, nach vorn durch die zweiblätterige Gegend des Keims geschieden sind.

In geringer Entfernung einerseits vor, andererseits hinter dem Urmund sind die Frontal-Schnitte Taf. VII, Fig. 7, 8 und 5 angefertigt. Der erstere ist durch die vordere Urmundlippe hindurchgelegt und entspricht daher der im vorigen Kapitel beschriebenen Figur 9 (Tafel VI) eines jüngeren Stadiums. In der Mitte wird die Decke des Urdarms durch eine einzige Zellenmasse eingenommen, welche den Uebergang des Ektoblasts in den Chordaentoblast vermittelt und besonders nach dem Darmraum zu schwarz pigmentirt ist. Seitlich davon sind die 3 Keimblätter durch zwei Spalten deutlich von einander abgegrenzt, wobei der einschichtige Darmentoblast durch seine pigmentfreien Dotterzellen wieder auffällt. Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 8), welcher der Gegend unmittelbar vor dem Umschlagsrand entspricht, ist in der mittleren Zellenmasse eine Sonderung erfolgt, indem der Ektoblast sich auch in der Mitte, wenn schon nur durch eine etwas unbestimmtere Contour, absetzt. Desgleichen machen sich auch schon ein wenig die Contouren bemerklich, durch welche sich die Chordaanlage (*ch*) vom Mesoblast zu scheiden beginnt. Sie erscheint als ein halbcylindrischer Zellenstrang und hängt unmittelbar mit einer Schicht cylindrischer Pigmentzellen zusammen, welche die Decke des Urdarms bilden. Diese Schicht dehnt sich über die Chordaanlage hinaus nach links und rechts aus und ist an der Stelle, wo sie durch eine kleine Furche (*) vom Darmentoblast getrennt ist, gleich dieser vom Mesoblast nicht abzusondern.

Aus derartigen Befunden müssen wir wieder schliessen, dass am Urmundrand der Ektoblast in das Innere der Embryonalform hineinwuchert und hier einerseits in einen Mittelstreif ihrer dorsalen Wand übergeht, der den Darm nach oben als Chordaento-

blast begrenzt, andererseits sich in den Mesoblast continuirlich verfolgen lässt. Dadurch, dass dann in geringer Entfernung vom Urmund sich die Chorda anzulegen beginnt, wird der Mesoblast bis auf eine kleine Stelle ausser Zusammenhang mit den übrigen Keimblättern gebracht. Wie sich diese Stelle noch eine Zeit lang markirt und allmälig schwindet, haben wir schon an den in grösserer Entfernung vom Blastoporus angefertigten Schnitten gesehen, welche bei Betrachtung der Rückenregion (Fig. 3, 2, 4) ihre Beschreibung gefunden haben.

An Frontalschnitten durch den Theil des Eies, welcher nach rückwärts vom Blastoporus folgt (Fig. 5), überzeugen wir uns wieder, dass der Mesoblast sich hier anders als im Rückentheil entwickelt, nämlich als eine einzige Zellenmasse, welche durch eine zusammenhängende Schicht von Dotterzellen von einer ventralen kleinen Aussackung des Darmraums getrennt ist und weiter ventralwärts von der Dottermasse bedeckt wird.

Sagittalschnitte lehren endlich (Taf. V, Fig. 11), dass an der ventralen Lippe des Urmunds der Mesoblast (*Mev*) sich nicht vom Ektoblast und Entoblast sondern lässt, weil er von hier aus zwischen beide hinein gewuchert ist. In diesem nach rückwärts gelegenen und etwas anders sich entwickelnden Theil des Mesoblasts geschehen keine Schritte zur Anlage der Chorda. Letztere bildet sich auf diesem Stadium und was gleich schon bemerkt werden mag, auch in der Folgezeit nur vor dem Blastoporus in der Gegend, wo sich der Mesoblast paarig, durch den Chordaentoblast getrennt, anlegt.

Drittes Kapitel.

Bei der Betrachtung älterer Embryonen wollen wir denselben Gang der Darstellung wie im zweiten Kapitel einhalten, uns zuerst mit den Veränderungen an der Rückenfläche des Embryo und namentlich mit der Entwicklung der Chorda beschäftigen, und dann den Vorgängen in der Umgebung des Blastoporus unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

1. Rückenfläche des Embryo.

An Eiern, deren Medullarwülste sich deutlich von der Oberfläche abheben und eine flache, ziemlich breite Furche umsäumen (Taf. V, Fig. 6), haben mir Querschnitte Bilder geliefert, welche uns über die Entwicklung der Chorda in einer sehr klaren und überzeugenden Weise belehren und zu einer weiteren Bestätigung der

schon im zweiten Kapitel gewonnenen Ansichten dienen. Während am Kopfende des Embryo die Chorda schon als vollständig isolirtes Organ angelegt ist, finden wir, weiter nach rückwärts, successiv jüngere Entwicklungsstadien, so dass wir uns auch an diesen und sogar noch an viel älteren Embryonen über die Genese der Chorda unterrichten können.

Einen Schnitt durch das Kopfende der Chorda gibt Taf. VII, Fig. 10. Die Chorda erscheint hier als ein runder und scharf abgesetzter Strang, zu dessen beiden Seiten der Mesoblast zu den Urwirbelplatten verdickt ist, um dann in einiger Entfernung schliesslich auf nur zwei Zellenschichten verdünnt zu werden. Der Entoblast ist eine einfache Zellenlage, welche unterhalb der Chorda und in nächster Nähe derselben sehr kleine und zum Theil ganz abgeplattete Elemente enthält. Diese (*Enc*) sind zugleich schwarz pigmentirt, wodurch sie sich von den alsbald folgenden, etwas grösseren Dotterzellen (*End*) unterscheiden. Auch das darüber gelegene äussere Keimblatt bietet einiges Bemerkenswerthe dar. Die zu einer Rinne eingebogene Medullarplatte lässt die Stricker'sche Grund- und Deckschicht deutlich erkennen, erstere aus zwei Lagen lang spindliger Zellen, letztere aus einer einzigen Schicht cubischer Zellen gebildet; sie setzt sich so in ihrem ganzen Zellengefüge vom übrigen Ektoblast ab. Dieser ist zu beiden Seiten der Medullarplatte, also im Bereich des äusseren Blattes der Medullarfalten, verdickt und wird erst dann auf 2 Zellenlagen, auf eine Grund- und eine Deckschicht, reducirt. Im verdickten Theil nun sieht man beiderseits der Medullarplatte und nur durch einen Spaltraum von ihr getrennt zwei Massen ovaler Zellen, die sich von 2 Lagen darüber hinziehender Ektoblastzellen als etwas besonderes unterscheiden. Auf dem Querschnitt schieben sie sich keilförmig bis zum Umschlagsrand der Medullarfalten empor. Das ganze gleicht in hohem Grade den Abbildungen, welche His [1]) von der Entwicklung der Spinalganglien beim Hühnchen gegeben hat; auch glaube ich, dass wir beim Frosch auf diesem frühen Stadium schon derartige Anlagen vor uns haben. Wenn dies der Fall ist, dann sprechen die Bilder zu Gunsten der von His vertretenen Ansicht, dass sich die Ganglien nicht direct aus dem oberen Theil des Medullarrohrs, sondern aus dem an die Medullarplatten angrenzenden Streifen des Ektoblasts entwickeln.

---

[1]) His, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1879.

Der Beschreibung zweier Entwicklungsstadien der Chorda lege ich die Figuren 9 und 11 (Taf. VII) zu Grunde. Die erstere stellt einen Schnitt etwa durch die Mitte der Medullarplatte dar, zu deren beiden Seiten im Ektoblast wieder zwei Zellenaggregate als Spinalganglienanlagen zu bemerken sind. Die Chordaanlage ist nur gegen die Medullarplatte und die zwei Mesoblasthälften abgegrenzt, nach unten, wo eine besondere als Darmdrüsenblatt zu deutende Zellenlage fehlt, nimmt sie noch selbst an der Begrenzung des Urdarms Theil und enthält hier eine kleine Furche. Ihre untere Zellenlage setzt sich nach links und rechts in eine einfache aus kurz cylindrischen und stark pigmentirten Zellen gebildete Lage (*Enc*) fort, welche durch horizontale Umbiegung desselben Spaltes, durch den sich die Chorda seitlich abgrenzt, gleichfalls deutlich vom Mesoblast getrennt ist. Doch nur auf eine sehr kleine Strecke. Denn das pigmentirte Blatt biegt alsbald um, indem sich seine Zellen mit ihrer Längsaxe erst schräg und dann quer stellen, und verschmilzt an einer Stelle (*), welche sich nach unten durch eine kleine Furche noch ausserdem markirt, mit dem mittleren Keimblatt. Seitlich grenzt an die Furche das einschichtige Darmdrüsenblatt an und ist hier gleichfalls, indem es umbiegt, mit dem Mesoblast verschmolzen, von welchem es sich sonst durch einen Spalt mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit absetzt. Auch setzt es sich ausserdem noch dadurch ab, dass es unpigmentirt ist bis auf den Umschlagsrand (*), wo immer einige stark pigmentirte Zellen den Uebergang vermitteln.

Noch deutlicher markiren sich alle diese Verhältnisse an dem noch rückwärts gelegenen Schnitte (Fig. 11), welcher durch einen Theil des Embryo hindurchgeht, wo sich die Medullarwülste noch nicht erhoben haben. Die Medullarplatte ist daher flach ausgebreitet, kennzeichnet sich als verdickte Partie des Ektoblasts sowie durch spindlige Beschaffenheit ihrer Zellen und wird durch die Rückenrinne in zwei Hälften gesondert. Von dem vorherbeschriebenen Schnitt unterscheidet sich unsere Figur 11 erstens darin, dass das pigmentirte Zellenblatt, welchem die Chordaanlage mit ihrer unteren Seite aufsitzt, etwas breiter ist und den Boden einer breiten flachen Furche abgibt. Die Ränder derselben kommen dadurch zu Stande, dass das Darmdrüsenblatt an der Stelle (*), wo es in den Mesoblast umbiegt, nach unten einen Vorsprung bildet. In dieser Weise wird einerseits der Ort, wo der Zusammenhang des Chorda- und des Darmentoblasts mit dem mittleren Keimblatt stattfindet, für den Beobachter auffälliger, andererseits

tritt ihm die Chorda mit dem ihrer unteren Fläche verbundenen Zellenblatt oder der Chordaentoblast noch mehr als etwas vom Darmdrüsenblatt verschiedenes entgegen:

Eine Serie ähnlicher und nicht minder klarer Bilder gewinnt man bei Untersuchung noch älterer Embryonen, sowohl solcher, bei welchen die Medullarwülste weit erhoben sind, als solcher, bei welchen sie sich zum Verschluss zusammen neigen und solcher, bei denen sich das Kopfende vom Rumpfe abzuschnüren beginnt.

Da Organe, wie das Medullarrohr, die Chorda etc. sich während der ersten Perioden des Embryonallebens an ihrem hinteren Ende continuirlich weiter entwickeln, so hängt es nur davon ab, dass man durch die entsprechenden Regionen der verschieden alten Embryonen Schnitte hindurchlegt, um im Wesentlichen identische Bilder zu erhalten. Man kann also den Bildungsvorgang der Chorda, worauf ich schon bei der Untersuchung des Triton aufmerksam gemacht habe, ebensowohl bei ziemlich weit ausgebildeten Embryonen mit geschlossenem Nervenrohr, als auch bei solchen mit eben erst sich markirender Primitivrinne feststellen. Nur vollzieht derselbe sich später in einem immer kleiner werdenden Bezirke. Und so verweise ich jetzt noch um jeden Zweifel an der Richtigkeit der von mir vertretenen Auffassung der Chordabildung zu heben, auf die Figuren 3 und 4, sowie auf die Figuren 8—11 auf Tafel VIII.

Die Figuren 4 und 3 sind nach Schnitten gezeichnet, welche bei Embryonen, deren hoch erhobene Medullarwülste eine tiefe Furche umgrenzen, in geringer Entfernung vor dem Blastoporus angefertigt sind. Hier ist das Rückenmark auch noch in seiner Entwicklung zurück und stellt eine gekrümmte Platte mit weiter Furche dar. Die Chorda bildet auf dem Querschnitt einen verdickten Strang, der sich, wenn wir nach dem vorliegenden Bild (Fig. 4) allein urtheilen wollten, in der Medianlinie vom Darmdrüsenblatt aus entwickelt zu haben scheint. Doch ist dieser mittlere zur Chorda verdickte Theil des Darmdrüsenblatts, da er aus kleinen pigmentirten Elementen besteht, von dem seitlich angrenzenden Theil, einer einfachen Lage grosser pigmentfreier Zellen, unterschieden. Auch fällt an seiner unteren Fläche eine in die Chordaanlage eindringende Rinne in die Augen.

Auf einem der weiter nach rückwärts folgenden Schnitte (Fig. 3) sieht man dann plötzlich an der Stelle (*), wo vorher die Chordaanlage in das eigentliche Darmdrüsenblatt überging, den Zusammenhang zwischen beiden gelöst. Die unterste in einer bo-

genförmigen Linie den Darmraum begrenzende Zellenschicht der Chordaanlage biegt jetzt in den Mesoblast um und ist durch eine kleine Einkerbung (*) vom Darmdrüsenblatt (*End*) getrennt. Dieses springt nach unten in Form einer Lippe vor und ist gleichfalls an der Einkerbung (*) mit dem Mesoblast verschmolzen, während es sonst von ihm überall durch einen deutlichen Spalt getrennt ist. Auffällig ist noch an unserer Figur 3, dass nach oben die Chordaanlage von der Medullarplatte nicht scharf abgegrenzt ist., wodurch ein Bild entsteht, welches an Befunde aus der Entwicklung amnioter Wirbelthiere erinnert. Die Erklärung für diese unvollkommene Trennung ergibt sich leicht, wenn ich bemerke, dass wir mit unsern Schnitten schon in die Gegend der dorsalen Blastoporuslippe gelangt sind, in eine Gegend, in welcher Ektoblast und Chordaentoblast in einander umbiegen und also auch die sich aus ihnen bildenden Organe, Nervenrohr und Chorda, in einer kurzen Verbindungsstrecke zusammenhängen. Der Mesoblast ist im hinteren Ende dieser Embryonen gegen früher auffallend verdickt.

Die Schnitte 8—11 rühren von einem Embryo her, dessen Kopfende sich bereits durch eine deutliche Furche vom Rumpfe abzugrenzen beginnt. Im hinteren Drittel dieses Embryo gewinnen wir Bilder von der Chordaanlage, welche der Figur 4 des vorausgegangenen Stadiums entsprechen. In Figur 8 zum Beispiel ist die Anlage des Rückenmarks schon zu einem Rohr umgestaltet, dessen Höhlung noch nach Aussen durch einen engen Spalt communicirt. Unter dem Rückenmark erscheint die Chorda als eine strangförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes. Auch finden wir die Chordarinne wieder und die schon früher hervorgehobenen Verhältnisse in der verschiedenen Pigmentirung der Zellen.

Wer jetzt von hier aus die Schnittserie nach dem Kopfende des Embryo zu durchmustert, kann das allmälige Selbständigwerden der Chorda verfolgen und wird hierbei bemerken, wie zwei von links und rechts eindringende Spalten die Chordaanlage von der untersten den Darmraum begrenzenden pigmentirten Zellenlage abschnüren. Der Abschnürungsprozess ist in Figur 9 beendet, welche nach einem Querschnitt etwa durch die Mitte des Embryo gezeichnet ist. Die allseitig abgegrenzte Chorda liegt mit ihrer unteren Fläche einer rinnenförmigen Vertiefung des Darmdrüsenblattes fest auf. Letzteres ist unter ihr ausserordentlich verdünnt und aus ganz abgeflachten pigmentirten Zellen zusammengesetzt.

Mehr im vorderen Bereich des Embryo werden die Entoblastzellen unter der Chorda erst cubisch, dann in der Kopfregion cylindrisch und setzen sich dabei von der unteren Fläche der Chorda durch einen grösseren Spaltraum schärfer ab. (Fig. 10 u. 11.)

Die Figur 11 bietet noch einen Befund dar, welchen ich, obwohl er zum Thema dieser Arbeit nicht gehört, doch nicht unerwähnt lassen will. Es handelt sich um die Entwicklung der Ganglien, welche zu beiden Seiten der Anlage des Nervenrohrs zu beobachten sind. Wo auf der Höhe der Medullarwülste Hornblatt und Medullarplatte in einander umbiegen, nehmen die Spinalganglien von der Uebergangsstelle aus ihren Ursprung und erstrecken sich von hier als zwei wohl isolirte Zellenstreifen zwischen den zwei Lamellen der Falte nach abwärts, bis sie mit ihren freien Enden auf die oberen Kanten der Urwirbelplatten stossen. Das Bild ist in mancher Beziehung ein Pendant zu den von His gegebenen Figuren.

Literatur. Bei Durchsicht der Literatur, welche über die Entwicklung der Chorda bei den Anuren handelt, treffen wir auf die einander entgegen stehenden Angaben von Calberla und Götte. Beide Forscher haben schon ähnliche Befunde wie die von mir beschriebenen erhalten, beide aber in sehr unvollständiger Weise, so dass sie auch beide und zwar Götte mehr als Calberla zu keiner richtigen Erklärung gelangt sind.

Gestützt auf eine Reihe von Durchschnitten durch das hintere Ende schon weit entwickelter Embryonen von Rana und Bombinator nimmt Calberla an, dass bei den Anuren ähnlich wie bei Petromyzon das primitive innere Keimblatt sich längs eines Mittelstreifens anders entwickle als zu beiden Seiten. In der Medianebene lässt er es sich zur Chorda umbilden, seitlich dagegen in Mesoblast und sekundären Entoblast trennen. Bei dem sich vollziehenden Differenzirungsprocess lässt er ferner die Chorda sich zuerst von dem zum Mesoblast werdenden Theil des primären Keimblatts loslösen, dagegen noch eine Zeit lang mit dem sekundären Entoblast zusammenhängen. Hierzu gibt Calberla eine ähnliche Abbildung wie unsere Figur 4 und 8 auf Taf. VIII. Die vollständige Isolirung der Chorda soll sich nach Calberla in der Weise vollziehen, dass die Mesoblastzellen sich vermehren und gegen die Stelle vorbuchten, wo die Chordaanlage mit dem sekundären Entoblast zusammenhängt. Durch diesen Vorgang soll der Zusammenhang gelöst werden, und gleichzeitig soll nun der sekundäre Entoblast unter

der Chordaanlage hinwachsen und sie von der Begrenzung des Darmraums ausschliessen. Calberla hat also Recht, wenn er sich die Chorda nicht aus dem Mesoblast entwickeln und wenn er sie eine Zeit lang mit dem Entoblast verbunden sein lässt, aber es ist nicht richtig, wenn er einen primären Entoblast annimmt, der sich beiderseits der Mittellinie in Mesoblast und secundären Entoblast spalten soll, oder wenn er die Chordabildung als Abspaltung bezeichnet, oder wenn er die beiden Hälften des sekundären Entoblasts von der Chorda abgetrennt werden und sie darauf unter ihr zusammenwachsen lässt. Uebersehen hat er die Stellen (*), wo beiderseits der sich entwickelnden Chorda der Zusammenhang der Zellenlagen, welche den Darmraum begrenzen, mit dem Mesoblast stattfindet.

In letzterer Hinsicht hat Götte einige richtigere Beobachtungen gemacht und Bilder veröffentlicht, welche sehr an einige Figuren meiner Arbeit erinnern, aber in seinen Deutungen schlägt er zugleich einen Weg ein, auf welchem ich ihm nicht zu folgen vermag. Bezeichnet er doch die hier in Frage kommenden Befunde, auf welche ich in meiner Darstellung einen grossen Werth gelegt habe, als nur gelegentliche Besonderheiten in der Umgebung der Wirbelsaite, welche einseitig verwerthet, irrthümliche Ansichten hervorrufen könnten.

Von Interesse ist es, in Götte's Arbeit die Beschreibung zu lesen, welche er von zwei Durchschnitten (Fig. 50 u. 51) durch einen Embryo mit breiter Medullarfurche gibt. Da sie mir ein Beweis ist für die Richtigkeit der Beschreibung meiner Figuren 9 und 11 auf Tafel VII, lasse ich Götte's eigene Worte hier folgen und verweise zum Vergleich auf die angeführten Figuren meiner Arbeit: „Der aus der Mitte des Rumpfes stammende Schnitt zeigt eine völlig gesonderte, wenn auch dem Darmblatt anhängende Wirbelsaite. Dieser Mitteltheil des Darmblattes ist aber auf der einen Seite in geringer Entfernung von der Wirbelsaite durch eine Lücke von dem peripherischen Darmblatttheile völlig getrennt, wobei ein nach unten vorragender Theil der Segmentplatte sich in jene Lücke einkeilt. Auf der anderen Seite erscheint eine solche Trennung gewissermaassen vorbereitet; in anderen ebenso alten oder älteren Embryonen findet sich die erwähnte Lücke auch beiderseits, aber immer in ganz beschränkten Abschnitten des Rumpfes“.

Und wie erklärt nun Götte diese so interessanten und wichtigen Befunde, von denen er noch ausserdem erwähnt, dass sie

auch auf einem früheren Stadium wenigstens andeutungsweise zu sehen gewesen wären? „Da die Segmentplatte“ fährt er in seiner Darstellung fort, „im Uebrigen durch eine klaffende Spalte vom Darmblatt getrennt ist und nur an den bezeichneten Stellen sich in dasselbe einkeilt, so liegt die Vermuthung nahe, dass in der That ihre betreffende stumpfe Kante durch Druck jene Continuitätstrennung des Darmblattes verursachte, indem dieses in Folge seiner festen Verbindung mit der Wirbelsaite in einer gewissen Spannung erhalten wurde, also jenem Drucke nicht ausweichen konnte.“

Ferner beschreibt Götte Bilder, wie meine Fig. 10 (Taf. VII), in welcher die Chorda sich eben von der unteren dünnen Zellenlage abgeschnürt hat. Er lässt hier die Chorda mit einer unteren Kante in das Darmblatt eingekeilt sein und erklärt solche Befunde ebenfalls wieder durch Druck der Segmentplatten, welche die Zellen des Darmblattes unter der Chorda auseinander ziehen sollen, zuweilen bis zur Bildung eines vollständigen Spaltes unter der Chorda. Alles dieses hält Götte für rein zufällige und abnorme, eigenthümliche Bildungen, welche erst einige Zeit nach der ersten Sonderung der Wirbelsaite beginnen und mit der Entwicklung der Embryonen statt abzunehmen, fortschreiten, um zuletzt wieder zu verschwinden. Mit der eigentlichen Bildung der Wirbelsaite, des mittleren und des unteren Keimblattes sollen sie überhaupt in keinem Zusammenhange stehen.

Wie sehr Götte in seiner vorgefassten Meinung, welche er sich früher über die Entstehung der Chorda gebildet hatte, befangen ist, trotzdem er sich auf einer richtigen Fährte befand, ergibt sich auch noch aus der Art und Weise, wie er sein Endresultat zieht. „Aus den voranstehenden Untersuchungen geht nun meines Erachtens auf das Evidenteste hervor, dass das mittlere Keimblatt der ungeschwänzten Amphibien sich zuerst in continuirlicher Schicht vom Darmblatte sondert, und erst darauf, aber immerhin schon an den noch kugeligen Embryonen, die Chordaanlage durch die Trennung des medianen Theils des mittleren Keimblattes (Axenstrang) von dessen Seitentheilen (Segmentplatten) entsteht“.

Wer dem Gang meiner Untersuchung bisher gefolgt ist, wird sich gewiss überzeugt haben, dass wir es in der von mir beschriebenen Reihe der Erscheinungen nicht mit Abnormitäten, wie Götte will, sondern mit durchaus normalen Befunden zu thun haben, welche auf die Entwicklung der Organe Licht werfen.

Denn man erhält dieselben erstens an jedem mit einer Rückenrinne versehenen Embryo, deren ich viele mikrotomirt habe, und zweitens beobachtet man sie an Embryonen des verschiedensten Alters, wenn man diejenigen Strecken des Körpers untersucht, an welchen die bereits vorn angelegten Organe in die Länge weiter wachsen. Als eine solche Wachsthumszone aber ist laut zahlreicher Beobachtungen aus den verschiedensten Wirbelthierclassen das hintere Ende der Embryonen zu bezeichnen. Ferner schliessen sich die von mir beschriebenen Stadien stets in ganz regelmässiger Folge an einander an, so dass sie sich als Glieder einer Entwicklungsreihe nothwendiger Weise ergeben. Götte hat offenbar die auf Schnittserien eintretenden Veränderuugen nicht Schritt für Schritt verfolgt, sondern nur einzelne Bilder herausgegriffen. Ganz unbegründet aber ist seine Erklärung der von ihm mitgetheilten Befunde, seine Angabe, dass durch Druck der Segmentplatten das Darmdrüsenblatt stellenweise auseinandergerissen werde. Alles in Allem erblicke ich in den Bildern, welche ich in diesem Abschnitte auch von älteren Embryonen beschrieben habe, sowie selbst in manchen Einzelheiten der Darstellung von Götte und Calberla nur eine Bestätigung der Ansichten, welche ich im Resumé des zweiten Kapitels über die Entwicklungsweise der Chorda bei den Anuren gegeben habe.

2. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus.

Wenn sich bei den Froscheiern die Medullar-Wülste erheben, verändert der Blastoporus seine Gestalt, indem die vorher rundliche Oeffnung zu einem schmalen Spalt wird, der mit der Medianebene des Körpers zusammenfällt (Taf. V, Fig. 6). Schnitte durch diese Gegend liefern uns jetzt Bilder, die uns auf das deutlichste und viel besser als auf früheren Stadien den Zusammenhang des mittleren mit den beiden primären Keimblättern constatiren lassen.

Die Figuren 12—14 auf Tafel VII sind dem hinteren Ende von Embryonen entnommen, über deren Chordaentwicklung uns die Figuren 9—11 bereits schon Aufschluss gegeben haben. In der Figur 12 liegen die beiden verdickten Urmundlippen so dicht zusammen, dass ihre Flächen sich zum Theil unmittelbar berühren und nur eine schwarz pigmentirte Linie die Trennung andeutet. Sie bestehen aus zahlreichen kleinen Zellen, welche nach der freien Fläche zu von einer Schicht cylindrischer Zellen, deren pe-

ripheres Ende besonders stark pigmentirt ist, bedeckt werden. Letztere Schicht biegt nach aussen in die Deckschicht des Ektoblasts um, der beiderseits vom Urmund eine Zellenwucherung (*N*) als erste Anlage der Medullarplatte erkennen lässt. Vermittelst der Zellenmasse der Urmundlippe hängt das äussere Keimblatt mit dem mittleren in breiter Ausdehnung zusammen.

Nach dem Darmraum zu ist die innere Fläche der Urmundlippe eine Strecke weit zu beiden Seiten des Spaltes vom Darmdrüsenblatt nicht überzogen. Dieses beginnt erst an der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle als eine einfache Schicht heller Zellen und bedingt da, wo es an die Urmundlippe anstösst, einen wohl ausgeprägten lippenartigen Vorsprung, welchen wir zur bequemeren Verständigung im Folgenden als Entoblastlippe (*El*) bezeichnen wollen. Dieselbe ist meist schwarz pigmentirt und lässt uns deutlich erkennen, wie hier die Zellen des Darmblattes unmittelbar in die angrenzende Schicht des Mesoblasts übergehen, während sonst zwischen beiden Keimblättern ein nicht zu übersehender Spalt existirt. Zuweilen dringt noch an der Stelle, wo Urmund- und Entoblastlippe zusammentreffen, eine schwarz pigmentirte Trennungs-Linie in das mittlere Keimblatt hinein, wie auf der rechten Seite unserer Figur 12 zu bemerken ist.

Bei der ausserordentlichen Deutlichkeit, mit welcher sich dem Beobachter die beschriebenen Verhältnisse darbieten, kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass im Umkreis des Blastoporus das mittlere Keimblatt einerseits in das äussere, andererseits in das innere Keimblatt übergeht und zwar beiderseits mit einem lippenartigen Vorsprung. Man stelle sich nun vor, dass durch einen Zug an der Urmund- und an der Entoblastlippe das mittlere Keimblatt in eine parietale und eine viscerale Lage, wie es später geschieht, gespalten und auseinander gezogen würde. Dann würde man jederseits zwei Falten erhalten, eine jede aus 2 Blättern zusammengesetzt, die an dem entsprechenden Lippenrande in einander umbiegen. Die Spalten zwischen ihnen oder die späteren Coelomhöhlen würden sich in der Umgebung des Urmunds in den Darmraum öffnen.

Wenn man nun von hier die Schnittserie kopfwärts weiter verfolgt, so sieht man zunächst den spaltförmigen Blastoporus sich schliessen und durch Vereinigung beider Lippen zwischen Aussen- und Innenfläche des Keims eine mediane ungetheilte Zellenmasse entstehen. Dann sieht man die letztere in eine äussere und eine innere Lage gespalten werden. Die äussere ist der schon

zur Medullarplatte verdickte und mit der Rückenrinne versehene Ektoblast, die innere Lage aber ist der Chordaentoblast. Derselbe nimmt zwischen den zwei auch hier sichtbaren Entoblastfalten, welche in derselben Breite wie früher von einander entfernt sind, an der Begrenzung des Darms Theil. Nur in nächster Nähe des Blastoporus hängt er mit dem Mesoblast continuirlich zusammen und grenzt sich schon in geringer Entfernung von ihm als Chordaanlage in der Weise ab, wie es oben nach Figur 11 (Taf. VII) beschrieben wurde.

Anders gestalten sich die Verhältnisse nach rückwärts vom Blastoporus. An dem hinteren Ende desselben beobachtet man (Fig. 14), dass zuerst die Zellenlagen nach dem Innenraum des Eies zu verbunden sind, während von aussen noch ein tiefer Spalt zwischen sie eindringt, dass bald auch dieser verschwindet und dass alsdann die mediane Zellenmasse (Fig. 13) vollständig in drei Blätter gesondert wird. Nach hinten vom Blastoporus entwickelt sich also der Mesoblast zum Unterschied vom praeoralen Theil desselben als eine einzige unpaare Anlage und wird nach dem Darme zu von grossen Dotterzellen bedeckt.

Eine Reihe ganz ähnlicher und nicht minder instructiver Befunde gewinnt man bei Untersuchung noch älterer Embryonen, welche ein schon ziemlich geschlossenes Medullarrohr aufweisen und das Kopfende mehr oder minder scharf abgesetzt haben. Der Schnitt durch den spaltförmigen Blastoporus (Taf. VIII, Fig. 1) zeigt uns wieder die doppelte Lippenbildung, welche für das richtige Verständniss der Mesoblastentwicklung beim Frosch von maassgebender Bedeutung ist, auf das schärfste ausgeprägt. Er zeigt uns an der Stelle, wo sich Urmund- und Entoblastlippe (*El*) aneinander legen, den unmittelbaren Uebergang der beiden primären Keimblätter in das mittlere. In geringer Entfernung vom Blastoporus ist der Ektoblast nur aus 2 Zellenanlagen, der Grund- und der Deckschicht gebildet, um sich in seiner unmittelbaren Umgebung durch Wucherung der Grundschicht stark zu verdicken. Dadurch springt die Umrandung des spaltförmigen Blastoporus über die Oberfläche ein wenig in Form zweier Wülste vor, welche die directe Verlängerung der Medullarwülste nach rückwärts sind. Wir können daher sagen, dass bei älteren Embryonen der Blastoporus immer mehr von den sich nach rückwärts ausdehnenden Medullarwülsten umwachsen wird und an das hintere Ende des sich entwickelnden Nervenrohrs zu liegen kommt. Das ergiebt sich

noch deutlicher aus der Untersuchung der nächsten sich nach vorn anschliessenden Schnitte.

In Figur 2 ist durch Verschluss des Blastoporus eine mediane Zellenmasse entstanden, welche nach unten nach dem Darm zu von den beiden vorspringenden Entoblastlippen (*El*) umgrenzt wird. Von aussen dringt eine tiefe Furche in sie ein, welche von den Medullarwülsten umgeben wird; diese sind nur lateralwärts vom Mesoblast durch einen Spalt geschieden, in der Mitte hängen sie noch mit der medianen Zellenmasse zusammen, welche das Material zur Chordabildung liefert.

In der Figur 3 endlich, welche sich unmittelbar an Figur 2 anschliesst und schon früher bei Gelegenheit der Chordabildung besprochen wurde, ist die mit tiefer Furche versehene Anlage des Rückenmarks noch deutlicher abgegrenzt, seitlich durch 2 Spalten vom Hornblatt, nach unten vollständig vom Mesoblast und nur median ist die Abgrenzung von der Chordaanlage eine undeutliche. Letztere beginnt sich jetzt gleichfalls seitlich gegen das mittlere Keimblatt durch 2 Spalten abzusetzen und ist mit ihm nur noch an den Stellen (*), wo die Entoblastlippen (*El*) angrenzen, verbunden.

Die Gegend nach hinten vom Blastoporus ist bei den Embryonen, welche auf dem oben beschriebenen Stadium stehen, dadurch ausgezeichnet, dass sich an ihr der secundäre After entwickelt. Zur Illustration der hier stattfindenden Vorgänge dienen die Figuren 5—7 (Taf. VIII). Die erstere stellt die hintere Verschlussstelle des Blastoporus dar. Die hier noch ungesonderte mediane Zellenmasse ist auf einer grösseren Anzahl weiterer Schnitte in die drei Keimblätter in der Weise, wie es uns die Figur 13 (Taf. VII) des früher beschriebenen etwas jüngeren Embryo gezeigt hatte, geschieden. Dann folgen Schnitte, von denen einer in Fig. 6 (Taf. VIII) abgebildet ist. Das äussere Keimblatt hat sich nach dem Darmdrüsenblatt zu eingestülpt und ist diesem entgegengewachsen, wobei es die Zellen des Mesoblasts zur Seite geschoben hat. So ist auf der Oberfläche des Embryo ein wenig nach hinten vom Blastoporus ein kleiner Blindsack entstanden, an dessen Grund Ektoblast und Entoblast zusammenstossen, beide durch eine Linie noch scharf von einander geschieden. Der so in 2 Hälften getrennte Mesoblast ist durch scharfe Contouren von den primären Keimblättern abgesetzt. An wenig älteren Embryonen (Taf. VIII, Fig. 7) ist durch Verschmelzung der Epithelblätter und Einreissen des zwischen Aftergrube und Darm gelegenen Zellenblattes eine freie

Communication nach aussen in derselben Weise, wie am Kopf der bleibende Mund entsteht, hergestellt worden.

Wenn wir nun diese secundär gebildete Afteröffnung mit dem von ihr in geringer Entfernung gelegenen Blastoporus vergleichen, so wird uns das von Grund aus verschiedene Verhalten der Keimblätter an den 2 Oeffnungen sofort deutlich. Am After findet ein unmittelbarer Uebergang der beiden primären Keimblätter in einander statt, so dass sie ein einziges eingestülptes Zellenblatt zu bilden scheinen. Ueberall und auch am Umschlagsrand ist der Mesoblast von ihnen durch einen Spaltraum getrennt. Am Blastoporus dagegen ist ein unmittelbarer Uebergang des Ektoblasts und des Entoblasts nicht nur nicht nachweisbar, sondern beide gehen sogar am verdickten Urmundrand in das mittlere Keimblatt über und sind an der Uebergangsstelle von einander durch eine mehr oder minder tiefe Furche abgegrenzt, so dass auf dem Durchschnitt zwei Lippenbildungen, eine Urmund- und eine Entoblastlippe, hervorgerufen werden. Der Urmund ist die einzige Gegend im embryonalen Körper, an welcher die Zellenmasse des Mesoblasts mit beiden primären Keimblättern in Verbindung steht, während sie sonst vom Ektoblast überall scharf gesondert ist und auch mit dem Entoblast nur zu beiden Seiten der Chordaanlage, bis diese zur Chorda umgebildet ist, Beziehung unterhält.

So lehrt uns auch dieser Abschnitt wieder, dass das hintere Körperende älterer Embryonen eine Neubildungszone ist und dass in der Umgebung des Blastoporus, so lange dieser besteht, die drei Keimblätter sich weiter anlegen, in Folge dessen man auch hier über ihre genetischen Beziehungen zu einander Aufschluss gewinnen kann. Der hier gewonnene Aufschluss aber ist gleichfalls wieder zu Gunsten der im ersten und zweiten Kapitel begründeten Ansicht ausgefallen, dass sich das mittlere Keimblatt der Anuren in derselben Weise wie bei den Tritonen durch Einstülpung vom Urmundrand anlegt und durch fortschreitende Einstülpung am hinteren Körperende weiter wächst und dass es in vergleichend embryologischer Beziehung die aufeinander gepressten Zellwandungen zweier seitlicher Divertikel des Urdarms darstellt.

II. Theil. Die meroblastischen Eier.

Wie ich in der Einleitung zum fünften Heft dieser Studien hervorgehoben habe, war es ursprünglich mein Plan gewesen, „im Hinblick auf die Coelomtheorie die Entwicklung des mittleren Keimblattes in der ganzen Reihe der Wirbelthiere zu verfolgen, um auf dem Wege der Vergleichung festen Boden auf einem Gebiete zu gewinnen, welches in der ganzen embryologischen Literatur zu den widerspruchreichsten gehört. Zu dem Zwecke hatte ich mir sowohl von verschiedenen holoblastischen, als auch von meroblastischen Eiern Serien von Entwicklungsstadien zur Untersuchung vorbereitet“. Von diesem Plane nehme ich jetzt Abstand, da ich durch andere Aufgaben für die nächste Zeit in Anspruch genommen bin. Dagegen scheint es mir nicht unzweckmässig zu sein, auch ohne eigene Untersuchungen angestellt zu haben, aus der embryologischen Literatur eine Summe von Beobachtungen zusammen zu stellen und zu besprechen, aus denen mir hervorzugehen scheint, dass ähnliche Verhältnisse wie bei den holoblastischen Eiern sich auch bei den meroblastischen vorfinden.

Das mittlere Keimblatt der Elasmobranchier.

Ueber die Embryonalentwicklung der Elasmobranchier liegen die vortrefflichen Untersuchungen von Balfour[1]) vor, welcher die Bildung des mittleren Keimblattes und der Chorda in folgender Weise beschreibt. Zuerst wird der Keim in Folge der Gastrulaeinstülpung aus zwei Schichten zusammengesetzt, aus einer äusseren oder oberen Schicht, dem Ektoblast, und aus einer inneren oder unteren Schicht, aus welcher durch Sonderung sich der Entoblast und Mesoblast entwickeln sollen. Die Sonderung

[1]) Balfour, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

erfolgt zur Zeit, wo die Medullarrinne aufzutreten beginnt (Taf. V, Fig. 13). Unter derselben wandeln sich sämmtliche Zellen der unteren Schicht in Entoblast (*Enc*) um, der hier eine einzige Lage cylindrischer Elemente darstellt und unmittelbar an den Ektoblast angrenzt. Zu beiden Seiten davon theilt sich die untere Schicht in zwei Blätter, ein tieferes, den Entoblast (*End*), welcher mit dem in der Mittellinie differenzirten Theil in Zusammenhang bleibt, und in ein höheres Blatt (*Me*), welches sich zwischen das tiefere und den Ektoblast einschiebt und den Mesoblast bildet. Letzteres legt sich somit in Form zweier selbständiger Platten auf jeder Seite der Medullarrinne an und besteht aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Elemente, während der Entoblast als eine einfache Schicht theils cylindrischer theils cubischer Zellen unter ihm hinwegzieht. Beide Keimblätter gehen nach hinten in eine gemeinsame Schicht undifferenzirter Zellen über, welche an der Urmundlippe in den Ektoblast umbiegen.

Wie schon von Scott und Osborn[1]) hervorgehoben worden ist, sind in der Entwicklung der Elasmobranchier und Amphibien recht wichtige übereinstimmende Momente gegeben. Als solche bezeichne ich 1. das Vorkommen eines besondern medianen Zellenstreifens (Taf. V, Fig. 13 (*Enc*)), der unter der Medullarplatte unmittelbar gelegen die Chorda aus sich entstehen lässt und daher auch bei den Elasmobranchiern Chordaentoblast benannt werden mag; 2. die zu beiden Seiten des letztern stattfindende paarige Anlage des Mesoblasts (*Me*); 3. das Verhalten des Urmundrandes, an welchem der Ektoblast, wie bei den Amphibien, in eine ungesonderte Zellenmasse übergeht. Auf Grund dieser übereinstimmenden Befunde und mancher nicht unwichtiger Einzelheiten, welche noch die Abbildungen Balfour's erkennen lassen, möchte ich die Keimblattbildung in einer etwas anderen Weise, als es vom englischen Embryologen geschieht, gedeutet wissen.

Balfour lässt das innere und mittlere Keimblatt durch Sonderung oder Spaltung aus einer vorher ungesonderten Zellenmasse hervorgehen in ähnlicher Weise wie Calberla solches für die Entwicklung des Frosches angegeben hat. Nach meiner Ansicht aber handelt es sich auch hier um ein Einwachsen der paarigen

---

[1]) W. F. Scott and F. Osborn, On some points in the early development of the common newt. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XIX, 1879, p. 449, 475.

Mesoblastplatten, welches vom Urmund und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts aus erfolgt. An dem von mir der Balfour'schen Arbeit entlehnten Querschnittsbild (Taf. V, Fig. 13) möchte ich die mit einem Stern bezeichnete Stelle der ebenso bezeichneten Stelle in den Querschnitten der Triton- und der Froscheier (Taf. VII, Fig. 1—4, 9 u. 11) vergleichen und von ihr aus das Einwachsen erfolgen lassen. Man sieht, wie die Cylinderzellen des Chordaentoblasts (*Enc*) nach diesem Orte zu niedriger werden und in die kleinzellige Masse des Mesoblasts (*Me*) übergehen, und dasselbe gilt für den Darmentoblast (*End*), der lateralwärts hohe cylindrische Elemente enthält, aber medianwärts sich immer mehr abflacht. Es sind also die beiden lateralen Cylinderzellenlagen vom medianen Chordaentoblast durch kleinzellige Massen an zwei Stellen (*) getrennt, von welchen aus das Einwachsen der beiden Mesoblastplatten erfolgt ist. Es wäre wünschenswerth, dass diese Stellen noch einmal einer Untersuchung auf Querschnittserien unterworfen würden, da man dann möglicher Weise hier ähnliche Befunde wie bei den Amphibien machen und so zur Gewissheit erheben könnte, was ich jetzt nur als Vermuthung auszusprechen wage.

Die Entwicklung der Chorda ferner spielt sich nach Balfour in der Weise ab, dass später die beiden Mesoblastplatten (Taf. V Fig. 12 *Me*) allseitig auf dem Querschnitt isolirt erscheinen und Chorda- und Darmentoblast zusammen ein Blatt hoher cylindrischer Zellen bilden. Dabei hat sich der Chordaentoblast (*ch*) verdickt und erzeugt, indem er zwei Zellenlagen mächtig wird, einen gegen die Medullarfurche vorspringenden Wulst. Dieser Befund lässt sich dem Stadium der Chordaentwicklung, welches durch unsere Figuren 2 u. 4 auf Taf. VII und die Figuren 4 und 8 auf Taf. VIII illustrirt wird, an die Seite stellen. Dann grenzt sich der obere Theil des Wulstes vom Entoblast als cylindrischer Chordastrang ab. (Taf. V Fig. 14).

Auch in Betreff dieser Angaben glaube ich, dass eine erneute Untersuchung noch Manches zu Tage fördern wird, und dass die Chorda sich nicht durch Abspaltung, sondern ähnlich wie bei Triton durch die Einfaltung des Chordaentoblasts anlegen wird. Darauf deutet mir schon die Bemerkung von Balfour[1]) hin, „er habe auf manchen Schnitten schwache Andeutungen eines ähn-

---

[1]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II pag. 47.

lichen Vorgangs beobachtet, wie ihn Calberla von Petromyzon beschrieben habe, wodurch die seitlichen Theile des Entoblasts (Darmentoblast) unter dem axialen Abschnitte (Chordaentoblast) nach innen wachsen und ihn so vollständig als Chorda isoliren".

Das mittlere Keimblatt der Reptilien.

Balfour[1]) und Kupffer[2]) geben in übereinstimmender Weise an, dass bei den Eiern der Reptilien eine Gastrulaeinstülpung stattfindet und dass vom Rande der Einstülpungsöffnung in der ganzen Länge der vorderen Urmundlippe die Entwicklung des Mesoblasts ausgeht. Der letztere entsteht nach Balfour unzweifelhaft als eine paarige Anlage (Taf. IX, Fig. 4); auf dem Querschnitte erscheinen zwei seitliche Platten (*Me*), die in der Medianebene, wo die Chorda (*Enc*) wieder als leistenförmige Verdickung des Entoblasts (*End*) beobachtet wird, von einander getrennt sind. Das Pendant dazu sehe ich in den Figuren 4 u. 8 der Tafel VIII, welche mir die Untersuchung der Froschentwicklung geliefert hat.

Bei älteren Embryonen mit Medullarrohr findet sich, wie Balfour angibt, ein Rest des Urmunds als Canalis neurentericus, der von der Medullarfurche in den Darm hineinführt Taf. IX, Fig. 2. In der Umgebung des Canalis neurentericus hängen alle Keimblätter untereinander zusammen, wie es dem von älteren Froschembryonen dargestellten Befund (Taf. VIII, Fig. 1) entsprechen würde. Besonders interessant erscheint mir ein von Balfour abgebildeter Schnitt, der gerade von der unteren Mündung des Canalis neurentericus durch den Keim hindurchgeführt ist (Taf. IX, Fig. 3). Er zeigt uns den Ektoblast als vollständig isolirte Schicht mit sich entwickelnder Medullarplatte und unter ihr den Chordaentoblast (*Enc*), der zu einer nach unten offenen Rinne zusammen gekrümmt ist. Auf der linken Seite hängt derselbe an der mit einem Stern bezeichneten Stelle mit dem Mesoblast (*Me*) und Darmentoblast (*End*) zusammen, auf der rechten Seite nur

---

[1]) Balfour, on the early development of the Lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quarterly journal of microscopical science vol XIX. Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. 2.

[2]) C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1882.

mit dem letzteren, da sich hier der Mesoblast schon zu einer selbständigen Platte abgeschnürt hat. Die linke Seite der Figur erinnert an das von mir beschriebene Bild (Taf. VII, Fig. 9 u. 11), wo der Mesoblast zur Seite des Chordaentoblasts (*) einwuchert, rechterseits ist dann ein weiterer Entwicklungszustand, ein Pendant zu (Taf. VIII, Fig. 4 u. 8) gegeben.

Ferner finde ich noch darin zwischen den Reptilien und Amphibien eine Uebereinstimmung, dass hinter dem Blastoporus sich der Mesoblast als eine unpaare, ziemlich dicke Lage zwischen den beiden primären Keimblättern ausbreitet. Im Flächenbild wird diese Ausbreitung von Kupffer als eine sichelförmige beschrieben.

Noch mehr aber werde ich in meiner Ansicht, dass bei den Reptilien die Verhältnisse wie bei den Amphibien liegen, durch die soeben von Strahl[1]) veröffentlichten Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis bestärkt. Dieser Autor hat vollständige Querschnittserien von jüngeren Entwicklungsstadien, als sie Balfour untersucht hat, angefertigt und gibt zahlreiche Abbildungen, welche mich ganz besonders interessirt haben. Wichtig sind mir seine Figuren 26—33, welche einen Embryo mit Primitivstreifen und erster Anlage des Canalis neurentericus entnommen sind, ferner die Figuren 36—39 von einem älteren Embryo, bei welchem die Rückenwülste und die vordere Amnionfalte aufgetreten sind.

Nach Strahl liegt vor dem Canalis neurentericus (Taf. IX, Fig. 1[a] und 1[b]) in der Mittellinie die Chordaanlage (*Enc*), welche nach oben vom Ektoblast deutlich abgegrenzt ist, dagegen seitlich in die beiden Mesoblastplatten (*Me*) übergeht. Unter ihr fehlt, wie für alle Schnitte versichert wird, der Entoblast vollständig, während er an den Seiten deutlich unter dem Mesoblast als abgegrenzte Lage (*End*) vorhanden ist.

An Schnitten, die in einiger Entfernung nach vorn vom Canalis neurentericus angefertigt sind, bekommt die Chorda nach den Seiten eine erst schwache, dann deutlichere Abgrenzung von beiden Mesoblastplatten. Gleichzeitig rückt der Entoblast mehr nach der Mittellinie vor, bis er mit seinen Rändern die Ränder der Chorda berührt und zwischen beiden eine Grenze nicht mehr sichtbar ist. So entsteht ein Bild, nach welchem die Chorda nur als eine Verdickung des Entoblasts erscheint, und dieses Bild wird

---

[1]) Strahl, Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. f. Anatomie u. Physiologie 1882, Anat. Abtheil.

nach vorn immer noch deutlicher, da die beiden Mesoblastplatten in der Mittellinie weiter aus einander rücken.

Auch für ältere Embryonen gibt Strahl an, dass bei ihnen das hintere Ende der Chorda ein aus dem Mesoblast sich herausbildender axialer Strang ist, dass er hier nicht nur nicht ohne Betheiligung des Entoblasts entsteht, sondern auch vorläufig nach unten nicht von demselben überzogen wird, und dass er endlich mit dem nach den Seiten gelegenen Mesoblast ohne Abgrenzung zusammenhängt. Weiter nach vorn findet er die Chorda, indem die beiden Mesoblastplatten aus einander weichen, nunmehr mit den beiden seitlich an sie herantretenden Enden des Entoblasts in Verbindung, so dass sie als eine axiale Verdickung desselben erscheint. Noch weiter nach vorn (Taf. IX, Fig. 12) wächst der Entoblast wieder von den beiden Seiten her unter die Chordaanlage herunter, überzieht jetzt ihre untere Seite vollständig und isolirt sie von der Darmhöhle, an deren oberer Begrenzung sie ursprünglich Theil genommen hatte.

Den Bildern, welche Strahl genau beschrieben hat, ohne eine Erklärung derselben zu versuchen, lässt sich dieselbe Deutung wie den bei den Amphibien erhaltenen Befunden in völlig ungezwungener Weise geben, wie ich an den der oben citirten Arbeit entlehnten Figuren kurz durchführen will. In Fig. 1[a] (Taf. IX) bildet längs eines Mittelstreifens der Chordaentoblast (*Enc*), der sich am Rand des Canalis neurentericus oder an der dorsalen Urmundlippe in den Ektoblast umschlägt, die Decke des Urdarms. In letzteren ragen zu beiden Seiten der Chordaanlage die von der Untersuchung der Froschembryonen uns schon bekannten Entoblastlippen (*El*) hinein, bis zu deren Rand ein besonderes Darmdrüsenblatt (*End*) zu unterscheiden ist. Sie werden von Strahl als zwei kleine Zellanhäufungen erwähnt. Wo dieselben an den Chordaentoblast angrenzen, erblicken wir die zwei bedeutungsvollen Stellen (*), an welchen parietales und viscerales Mittelblatt (*Me*) fest zu einer Masse aufeinander gepresst zwischen die beiden primären Keimblätter hinein gewachsen sind. So erklärt sich der an der Einwachsungsstelle stattfindende Zusammenhang des Mittelblatts einerseits mit dem Chordaentoblast (*Enc*) andererseits mit dem Darmentoblast (*End*) am Rand der Lippenbildung (*El*).

Figur 1[b], welche vergleichbar ist den Figuren 3 u. 9 (Taf. VII) aus der Froschentwicklung, zeigt die Entoblastlippen (*El*) nur noch schwach angedeutet.

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium löst sich der ein-

gestülpte Mesoblast aus seinem Zusammenhange los; die so freigewordenen Ränder des Entoblasts und Chordaentoblasts nähern sich jetzt und verkleben unter einander. Dann faltet sich die noch etwas flächenartig ausgebreitete Chordaanlage vollständig zu einem runden Strang zusammen (Taf. IX, Fig. 12 *ch*), wobei sie vom Darmentoblast (*End*) wieder isolirt und nach unten von ihm allmälig vollständig umwachsen wird.

Für die Richtigkeit der Befunde, welche ich beim Frosch erhalten habe, spricht wohl nichts besser als die Thatsache, dass Strahl, ohne von irgend welchen theoretischen Gesichtspunkten, wie mir scheint, geleitet worden zu sein, die gleiche Folge eigenthümlicher Bilder bei Lacerta agilis gesehen und in objectiver Weise beschrieben hat.

Das mittlere Keimblatt der Vögel.

Dank den vortrefflichen Untersuchungen von Kölliker[1]), Gasser[2]) und Balfour[3]), von Koller[4]), Duval[5]) und Gerlach[6]) sind wir jetzt auch bei Besprechung der Entwicklung des Hühnchens in die Lage gesetzt, eine Reihe wichtiger Momente hervorzuheben, welche auf die Uebereinstimmung mit der Keimblattbildung der bisher besprochenen Wirbelthierclassen hinweisen. Es ist das besondere Verdienst von Kölliker, zuerst mit aller Bestimmtheit für das Hühnchen den Satz ausgesprochen zu haben, dass das mittlere Keimblatt sich nicht von einem der beiden pri-

---

[1]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

[2]) Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. 10 Tafeln. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturw. in Marburg Bd. XI.

[3]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II. Balfour und F. Deighton, A renewed study of the germinal layers of the chick. Quarterly journal of microscopical science 1882.

[4]) Koller, Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX.

[5]) Duval, Etude sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Annales des scienc. nat. T. VII.

[6]) L. Gerlach, Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biologisches Centralblatt Bd. I.

Derselbe, Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen bei den höheren Wirbelthieren. 1882.

mären Keimblätter abspalte, sondern zwischen die letzteren von einem beschränkten Bezirke, nämlich von der Axenplatte oder dem Primitivstreifen aus, hineinwachse. Er stützt diesen Satz mit ganz denselben Befunden, welche auch ich für die Tritonen und Frösche als beweisend hingestellt habe. „Wenn wir uns fragen", bemerkt Kölliker[1]), „ob die seitlichen Theile der ursprünglichen zwei Keimblätter an der Bildung des Mesoblasts betheiligt seien, so ist mit einem entschiedenen Nein zu antworten. Was einmal den Ektoblast anlangt, so trifft man an guten Schnitten wohl erhärteter Keimhäute denselben seitlich vom Primitivstreifen ohne Ausnahme überall vom Mesoblast gut abgegrenzt und zwar auch in Fällen, in denen das mittlere Keimblatt dem äusseren Blatte dicht anliegt. So verhält sich die Sache auch zur Zeit der ersten Bildung des Mesoblasts, und da somit niemals die geringsten Spuren von Zellenwucherungen an der tiefen Seite des Ektoblasts vorhanden sind, so bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, dass der Mesoblast in keinerlei Beziehungen zu den seitlichen Theilen des äusseren Keimblattes steht. Ganz dasselbe gilt nun aber auch von den seitlichen Theilen des Entoblasts. Zur Zeit, wo der Mesoblast in seinen ersten Spuren als Anhang der Axenplatte erscheint, besteht der Entoblast in dieser Gegend aus einer einfachen Schicht abgeplatteter, gegen das mittlere Keimblatt gut abgegrenzter Zellen, an denen von Wucherungen nicht das Geringste wahrzunehmen ist, und genau so verhält sich der Entoblast im übrigen Theile der Area pellucida mit Ausnahme der äussersten Randtheile, wo derselbe allmälig sich verdickt, bevor er in die starke Anschwellung in der Area opaca, die ich oben als Keimwulst beschrieb, übergeht."

Kölliker's Angaben werden bestätigt durch Gerlach und Koller, von welchen der letztere in seinem Resümé bemerkt: „Die Seitentheile des Mesoblasts wachsen vom Primitivstreifen aus zwischen Ektoblast und Entoblast hinein."

Ich stelle mich ganz auf Seite dieser Forscher gegenüber der neuern Angabe von Balfour, dass der Mesoblast zum Theil vom Primitivstreif, zum Theil und zwar in bedeutendem Umfang von einer Differenzirung des primitiven Entoblasts abstamme. Der von Balfour zum Beweis angeführte Schnitt scheint mir aus der Kopfregion der Embryonalanlage zu stammen, wo am Anfang überhaupt nur zwei Keimblätter wie bei den Amphibien an-

---

[1]) Kölliker l. c. pag. 96.

gelegt werden. Ich befinde mich hier dem englischen Forscher gegenüber ebenso im Widerspruch, wie ich in meiner Bearbeitung der Amphibienentwicklung den ähnlichen Angaben von Scott und Osborn, welche unter seiner Leitung gearbeitet haben, entgegen habe treten müssen.

Um dem Leser erst recht verständlich zu machen, warum die von Kölliker, Koller und Gerlach beschriebene Entwicklung des Mesoblasts beim Hühnchen mit dem übereinstimmt, was für die Amphibien nachzuweisen ich mich bemüht habe, muss ich noch bemerken, dass der Bezirk, von welchem aus allein der Mesoblast hervorwächst, dem Blastoporus niederer Wirbelthiere zu vergleichen ist. Es ist schon von vielen Seiten, von Rauber[1]) und Balfour, von Gasser und Braun[2]), und ganz neuerdings wieder in zusammenfassender Darstellung von Gerlach hervorgehoben und mit triftigen Gründen motivirt worden, dass die Primitivrinne der Vögel der Blastoporus niederer Wirbelthiere ist. Derselbe ist hier nur zu einem in der Medianebene gelegenen Spalt ausgezogen und durch Verlöthung der seitlichen Urmundlippen geschlossen. Wenn wir uns die letzteren beim Triton oder Froschei fest verklebt denken, so würde uns ein Querschnitt durch dieselben ein Bild liefern, welches dem Querschnittsbild durch den Primitivstreifen des Hühnchens in hohem Grade ähnlich ist.

Erst auf einem späteren Entwicklungsstadium tritt beim Hühnchen aus uns unbekannten Gründen eine vorübergehende Communication des Darm- und Nervenrohrs in Form des Canalis neurentericus auf.

Demnach gilt auch für das Hühnchen der Satz, den wir schon für andere Wirbelthiere haben aufstellen können, dass der Mesoblast von den (hier verlötheten) Urmundrändern aus zwischen die zwei primären Keimblätter hineinwachse oder sich einstülpe.

Die Uebereinstimmung erstreckt sich ferner noch auf die Genese der Chorda. Während man früher dieselbe allgemein als Mesoblastbildung beschrieb, behaupten jetzt Balfour und Gerlach in übereinstimmender Weise ihren entoblastischen Ursprung. Sie finden, dass nach vorn von der Primitivrinne im Bereich eines schmalen Mittelstreifens der Keim nur aus zwei Blättern besteht,

---

[1]) Rauber, Primitivstreifen und Neurula.

[2]) Braun, Die Entwicklung des Wellenpapageis. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V.

während er zu beiden Seiten davon dreiblätterig ist. Das untere der zwei Blätter verdickt sich und lässt aus sich die Chorda hervorgehen, entspricht daher dem, was ich in dieser Arbeit als Chordaentoblast bezeichnet habe. Zu beiden Seiten desselben hat sich auch beim Hühnchen der Mesoblast in Form zweier getrennter Platten, also paarig entwickelt [1]).

Ferner macht Balfour noch zwei Angaben, auf welche ich einiges Gewicht lege; erstens lässt er den Chordaentoblast nach rückwärts in den Primitivstreifen continuirlich übergehen, und zweitens bemerkt er, dass sein hinteres Ende seitlich mit den paarigen Platten des Mesoblasts ebensowohl als mit dem seitlichen Entoblast verbunden sei und dass erst vorn die beiden Mesoblastplatten ganz selbständig werden. Erst im vorderen Bereich erscheint die Chorda dann ausschliesslich als eine Verdickung des Entoblasts. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, wie diese verschiedenen Entwicklungszustände der Chorda in genau derselben Weise beim Triton und Frosch wiederkehren, und brauche nur an die von mir gegebenen Querschnitte (Triton Taf. V, Fig. 1—6. Frosch Taf. VIII, Fig. 3, 4, 8) zu erinnern.

Wenn wir dies Alles erwägen, so scheint auch beim Hühnchen die Bildung des mittleren Keimblattes vom allgemeinen Schema, welches nach unserer Meinung bei den Wirbelthieren wird nachzuweisen sein, keine Ausnahme zu machen. Indessen bedarf auch hier die Art und Weise, wie zu beiden Seiten des Chordaentoblasts die Zellschichten zusammenhängen, noch einer genauern Untersuchung, welche beim Hühnchen bei der Kleinheit der Elemente und weil die Entoblastzellen so ausserordentlich abgeflacht sind, wohl auf grosse Schwierigkeiten stossen mag.

---

[1]) Unter dem Boden der Medullarrinne, schreibt Gerlach, besteht die Embryonalanlage nur aus zwei Keimblättern, indem der Mesoblast vor dem Primitivstreifen sich nur seitlich von der Medianlinie ausbreitet, diese selbst jedoch frei lässt.

In ähnlicher Weise heisst es bei Balfour, dass der Mesoblast in der Gegend des Embryo in Form von zwei seitlichen Platten entsteht, welche sich vom Entoblast abspalten, und dass die Chorda als medianer Streif gleichzeitig mit dem Mesoblast auftritt, mit welchem sie manchmal anfänglich zusammenhängen kann.

Das mittlere Keimblatt der Säugethiere.

Obwohl die Eier der Säugethiere zum holoblastischen Typus gehören, mögen sie doch an dieser Stelle noch eine kurze Besprechung finden. Es fehlen nämlich hier gleichfalls für meine Ansicht die Anknüpfungspunkte nicht in den Arbeiten so ausgezeichneter Forscher, wie Kölliker[1]), Hensen[2]), Lieberkühn[3]) und Balfour[4])[5]). Auch hier kann ich mich wieder zum Theil der eigenen Worte von Kölliker bedienen. In seiner Festschrift zum Würzburger Jubiläum heisst es: „Der Mesoblast entsteht, wie Hensen und ich angeben und wie auch Lieberkühn annimmt, erst zur Zeit der Bildung des Primitivstreifens, und betone ich noch bestimmter wie früher, dass derselbe einzig und allein aus einer Wucherung des Ektoblasts, der Axenplatte, hervorgeht, ohne Mitbetheiligung des Entoblasts. In Betreff der Zeit der Entstehung des Mesoblasts sind gar keine Zweifel möglich. Alle älteren Areae, die noch keinen Primitivstreifen haben, sind, abgesehen von den nur noch spärlich vorkommenden Rauber'schen Zellen und den Rauber'schen Plättchen, in ihrer ganzen Ausdehnung zweiblätterig. Sowie aber nur die erste Andeutung eines Primitivstreifens auftritt, erscheint eine axiale Wucherung des Ektoblasts, die am hinteren Ende der Area beginnt und von da nach vorn fortschreitet, welche Wucherung in toto als Axenplatte bezeichnet wird. Bei einem gewissen Grade der Entwicklung treibt diese Axenplatte seitliche Ausläufer zwischen Ektoblast und Entoblast hinein, welche die Anfänge des Mesoblasts sind und nach und nach immer breiter werden.“

Also auch bei den Säugethieren wird von den zuverlässigsten Beobachtern eine Abspaltung des Mesoblasts von einem der pri-

---

[1]) Kölliker. a) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. b) Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift der Julius-Maximilian-Universität, 1882.

[2]) Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. I, 1876.

[3]) Lieberkühn, Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Marburg 1879.

[4]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie.

[5]) Die wichtige Schrift van Beneden's (Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Archives de Biologie. Vol. I. 1880) ist hier nicht mit erwähnt, weil sie frühere Perioden der Embryonalentwicklung behandelt.

mären Keimblätter geleugnet [1]), dagegen ein Hineinwachsen von einer bestimmten Region des Keimes, vom Primitivstreifen aus gelehrt. Da letzterer nun dem Primitivstreifen der Reptilien und Vögel in jeder Beziehung gleicht, so werden wir ihn aus denselben Gründen, die uns schon dort bei der Deutung bestimmt haben, als obliterirten Urmund bezeichnen müssen, wobei wir uns mit Balfour und anderen in Uebereinstimmung befinden.

Hinsichtlich eines wichtigen Punktes gehen noch die Untersuchungen der oben genannten Forscher auseinander. Soll die von mir vorausgesetzte Uebereinstimmung mit den Amphibien eine vollständige sein, so darf im Bereich des Primitivstreifens der Entoblast nicht als ein zusammenhängendes Zellenblatt vorhanden sein, sondern er muss nahe der Medianebene fehlen und hier mit dem Mesoblast verschmelzen. Solches scheint nun auch nach der Darstellung von Lieberkühn und Hensen der Fall zu sein, denn beide geben an, dass im Primitivstreifen alle drei Keimblätter zu einer Zellenmasse verwachsen seien und dass der Entoblast sich sogar an der Entwicklung des mittleren Blattes betheilige. Gegen den letzteren Theil der Annahme spricht sich Kölliker — und wie ich glaube jetzt annehmen zu dürfen — wohl mit Recht aus, aber er neigt sich gleichzeitig, worin ich ihm nicht folgen kann, noch der Ansicht zu, dass eine wirkliche Verwachsung der Axenplatte mit dem Entoblast nicht vorkomme. Auf die Seite von Hensen und Lieberkühn aber kann ich mich in diesem Theil der Frage um so mehr stellen, als Kölliker selbst seine andersartige Ansicht mit einer gewissen Reserve mittheilt, wenn er zu seinen Erörterungen den Satz hinzufügt: „Das einzige, was auf Beziehungen des Entoblasts zur Axenplatte hinzuweisen scheint, sind Vorkommnisse, wie sie einige Querschnitte zeigen, in denen einzelne Entoblastzellen gegen die Axenplatte gerichtete Ausläufer aufweisen, ja selbst mit den Elementen dieser Platte zusammenzuhängen scheinen.“ Mehr aber als eines derartigen Zusammenhanges bedarf es nicht, damit die von mir vertretene Ansicht aufrecht erhalten werden kann.

Die Uebereinstimmung mit der Entwicklung der anderen Wirbelthiere tritt noch in zwei anderen wichtigen Punkten zu Tage, erstens in der Art, wie sich der Mesoblast ausbreitet und zweitens, wie sich die Chorda anlegt. Hinsichtlich des ersten Punktes be-

[1]) Nur Balfour gibt an, wie er es schon für Elasmobranchier Reptilien und Vögel gethan hat, dass ein Theil sich in loco durch Absonderung von Entoblastzellen bilde.

merkt Balfour: „Der Mesoblast, welcher vom Primitivstreif aus nach vorn zu wachsen scheint, soll anfänglich ein continuirliches Blatt zwischen Ektoblast und Entoblast darstellen (Hensen). Die Thatsachen scheinen mir jedoch nicht bestimmt genug hierfür zu sprechen. Jedenfalls aber zerfällt der Mesoblast, sobald die Rückenfurche gebildet ist, ganz wie bei der Eidechse und den Elasmobranchiern in zwei selbständige seitliche Platten, die längs der Medianlinie nicht mit einander zusammenhängen."

Auch Hensen gibt an, dass später der Mesoblast paarig werde, indem er in der Mittellinie fehle, wo das äussere Keimblatt direct an den Entoblast angrenze. Kölliker macht auf eine Verschiedenheit des Mesoblasts im vorderen und hinteren Bereich des Embryo aufmerksam, was in mancher Beziehung zu den Verhältnissen, welche ich bei Amphibien nach vorn und nach hinten vom Blastoporus gefunden habe, passt. Er schreibt: „Angesichts gewisser neuerer Erfahrungen über die Entstehung des Mesoblasts aus paarigen Anlagen betone ich, dass beim Kaninchen Axenplatte und Mesoblast bei ihrem ersten Auftreten eine zusammenhängende Lage darstellen und dass auch der Mesoblast bei seinem Weiterwuchern wenigstens nach der einen hinteren Seite hin eine unpaare Bildung darstellt. Vorn dagegen scheint der Mesoblast etwas anders sich zu verhalten."

Was zweitens die Chorda anbetrifft, so hat zuerst Hensen den Nachweis gebracht, dass sie sich bei den Säugethieren nicht aus dem Mesoblast bildet, sondern als eine mediale Längsfalte des unteren Keimblattes anlegt. Kölliker sucht ihn zu wiederlegen, obwohl er selbst Querschnitte erhalten und sie auch abgebildet hat, welche vollkommen zu den Angaben Hensen's passen; namentlich führt er als Gegengrund an, dass die Medullarplatte und die Chorda hinten schliesslich in eine dicke Axenplatte oder einen Endwulst endeten, während der Entoblast scharf geschieden unter der Axenplatte weiter lief. Er folgert aus dieser Beobachtung, dass wenigstens die einmal angelegte Chorda hinten im mittleren Keimblatt auslaufe und aus demselben das Material zu ihrer Verlängerung nach hinten beziehe. Balfour stellt sich wieder ganz auf den Standpunkt von Hensen. Er beschreibt, dass unter der Medullarplatte die Entoblastzellen cylinderförmig werden, während sie seitlich abgeflacht sind. Dann lässt er den axialen Streifen sich verdicken, wie bei den Reptilien und sich als Chorda von den seitlichen Theilen des Darmdrüsenblattes abschnüren. Diese lässt er alsbald von beiden Seiten nach Innen wachsen und so

wieder zu einer in der Mittellinie zusammenhängenden Schicht werden.

Noch bessere Anknüpfungspunkte gewinnen wir, wenn wir uns, anstatt an die Beschreibungen, an die von Balfour und Kölliker abgebildeten Querschnitte halten, die ich in den Figuren 6—10 auf Taf. IX reproducirt habe. In Figur 6 erblicken wir unmittelbar unter der nur wenig gekrümmten Medullarplatte, wie bei Triton, eine einfache Schicht cylindrischer Zellen, die den Darm begrenzt, unseren Chordaentoblast (*Enc*). Zu beiden Seiten desselben tritt der Mesoblast und Darmentoblast (*End*) gleichzeitig auf. Der erstere, zwei bis drei Zellenlagen stark, ist vom Chordaentoblast nicht scharf abzugrenzen und ebenso wenig an der mit einem Stern (*) bezeichneten Stelle vom Darmentoblast, einer einfachen Lage stark abgeplatteter Zellen. Nach Analogie mit Triton können wir den Querschnitt so deuten, dass an der bezeichneten Stelle * einerseits der Chordaentoblast in den parietalen Mesoblast, andererseits der Darmentoblast in den visceralen Mesoblast übergeht oder dass mit anderen Worten von ihr aus die Einwachsung der seitlichen Hälften des mittleren Keimblatts erfolgt ist. Man vergleiche damit meine Abbildungen vom Triton (Taf. III, Fig. 1 u. 2), und man wird über die Uebereinstimmung der wesentlichen Verhältnisse überrascht sein.

Zwei etwas weiter vorgerückte Entwicklungsstadien zeigen uns die zwei Figuren 8 u. 7 (Taf. IX), welche dem Lehrbuch von Kölliker entnommen sind. In der einen haben sich sowohl die Chordaanlage (*Enc*) als auch der Darmentoblast (*End*) von ihrer Verbindung mit den angrenzenden Schichten des mittleren Keimblattes losgelöst, wie dies in ähnlicher Weise bei Triton (Taf. III, Fig. 4) und beim Frosch (Taf. VII, Fig. 2 u. 4) geschieht. Kölliker bemerkt zu dieser Figur, dass in ihr sogar das chordaähnliche Gebilde sehr deutlich an das mittlere Keimblatt angrenzt und viel bestimmter als ein selbständiger Theil dieses Blattes erscheint. Auch fiel ihm auf, dass unter der vermeintlichen Chorda bei starken Vergrösserungen kein Entoblast wahrzunehmen war. Es blieb daher nur die Möglichkeit, dass derselbe hier entweder wegen grosser Zartheit nicht sichtbar sei oder fehle.

Auf der anderen Figur (7), welche von einem wohl etwas weiter kopfwärts gelegenen Schnitt desselben Embryo herrührt, hat sich der vom Mesoblast abgelöste Chordaentoblast (*Enc*) auf der rechten Seite mit dem Darmentoblast (*End*) verbunden, links da-

gegen (*) ist er von ihm zum Theil noch durch einen Spalt getrennt. Aehnlich verhält sich die Fig. 5 (Taf. III) von Triton und die Fig. 1 (Taf. VII) vom Frosch.

Andere Durchschnitte von Kölliker (Taf. IX, Fig. 9) lehren, dass später unter der Chordaanlage die Hälften des Darmentoblasts zusammenwachsen und unter ihr ein so ausserordentlich dünnes Blatt bilden, dass es auf dem Querschnitt nur wie eine Linie erscheint. Diesem Befund ist Fig. 9 auf Taf. VIII vom Frosch vergleichbar.

Zum Schluss dieses Abschnittes möchte ich noch eines Einwandes gedenken, der von Kölliker dagegen, dass der Mesoblast der Säugethiere durch ein Einwachsen epithelialer Lamellen hervorgerufen werde, erhoben worden ist. Nach ihm besteht der Mesoblast beim Kaninchen ursprünglich aus spindel- und sternförmigen anastomosirenden Zellen und besitzt nicht die geringste Aehnlichkeit im Baue mit den epithelialen Blättern des Keimes, dem Ektoblast und dem Entoblast. Es scheint ihm, dass „die epithelialen Zellen des Ektoblasts, indem sie zur Bildung der Axenplatte in der Richtung des Dickendurchmessers der Area wachsen und sich vermehren, nur unvollständig sich theilen und in einer gewissen Verbindung bleiben. Dasselbe gilt von den einmal entstandenen Zellen der Axenplatte bei ihrer weiteren Vermehrung an Zahl, und ebenso gestalten sich die Verhältnisse bei dem Hervorwachsen der Mesoblastplatten aus der Axenplatte, denn auch in diesen hängen alle Zellen untereinander zusammen.“ Kölliker vergleicht in Folge dessen den Mesoblast seinem histologischen Charakter nach mehr mit der einfachen Bindesubstanz, da er als ein Netz spindel- oder sternförmiger Zellen auftrete.

Auch in der letzten Arbeit von Balfour und Deigthon finde ich die Zellen des mittleren Keimblatts der Vögel sehr locker zusammenhängend und häufig mit mehreren spitzen Fortsätzen versehen, wodurch sie eine sternförmige Gestalt gewinnen (Taf. IX, Fig. 5).

Ob der von Kölliker erhobene Einwand so schlagend ist, möge man nach Berücksichtigung folgender zwei Punkte entscheiden. Erstens dürfen wir im Mesoblast so regelmässige epitheliale Zellformen wie in den beiden anderen Keimblättern nicht erwarten, da er eine in lebhafter Wucherung und Verschiebung begriffene Schicht ist. Die Zellen theilen sich, wie Kölliker angibt, lebhaft und müssen wohl auch bei der raschen Ausbreitung des Blattes ihren Ort gegeneinander verändern. Ektoblast und Ento-

blast dagegen sind gleichsam in ihrer Entwicklung mehr zur Ruhe gekommene Schichten, was sich ganz naturgemäss auch in einer mehr regelmässigen und gleichartigen Form der Elementartheile äussern wird. Zweitens aber möchten wohl auch die so exquisit sternartigen Formen der Mesoblastzellen und die Lücken zwischen ihnen, wie ich sie besonders in den Figuren Balfour's gezeichnet finde, zum Theil Kunstproducte sein, bedingt durch eine Schrumpfung der protoplasmatischen Zellen, welche leicht bei Einbetten zarter embryonaler Gewebe in warme Paraffinmassen eintritt. Bei Froscheiern, die ich in Paraffin einschloss, habe ich zuweilen ähnliche Schrumpfungen der Zellen beobachtet. —

Doch die weitere Beobachtung wird ja hier entscheiden; mir genügt es einstweilen auf gewisse übereinstimmende Punkte in den verschiedenen Angaben über die Entwicklung der einzelnen Wirbelthierclassen aufmerksam gemacht und so vielleicht den Boden zu einer allmäligen Verständigung vorbereitet zu haben.

Schlussbetrachtungen.

Während im Allgemeinen die Coelomtheorie von vielen Seiten eine günstige Beurtheilung [1]) und freundliche Aufnahme erfahren hat, so ist doch im Besonderen gerade ihre Ausdehnung auf die Wirbelthiere auf mehrfachen Widerspruch gestossen.

His [2]) findet in einer an die Coelomtheorie anknüpfenden Schrift die vorgetragene Lehre recht einladend und sicherlich für den Unterricht sehr bequem, meint aber, dass sie „bei Vertebraten leider weit über alle Grenzpfähle der Beobachtung hinaus auf ein Gebiet führe, auf das er nicht zu folgen vermöge.“ Er hält eine „genaue und durchgreifende Vorgeschichte der Keimblätter überhaupt nur an der Hand von Messungen und bei sehr genauer Berücksichtigung der topographischen Verhältnisse für möglich“.

Kölliker [3]) beurtheilt die in der Coelomtheorie entwickelten Anschauungen im Ganzen sehr günstig und bekennt, dass die Art

---

[1]) Siehe Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Med. u. Naturw. 1882.

[2]) His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast), Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1882. Anat. Abthlg. pag. 98.

[3]) A. Kölliker, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift etc. 1882. pag. 41.

und Weise, wie wir die Leibeshöhle und den Mesoblast der Wirbelthiere auffassen, viel Bestechendes habe, um so mehr, als auch die Entwicklungsgeschichte der Fische und Amphibien mit mehr oder weniger Bestimmtheit für eine solche Deutung zu sprechen scheine; gleichwohl kommt er auf Grund seiner ausgezeichneten Untersuchung der Keimblätter der Säugethiere und seiner reichen Erfahrung auf dem Gebiet der Wirbelthierentwicklung zu dem Endresultat, dass „von einer Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere keine Rede sein könne," und dass wir hier „noch nicht in der Lage sind, das Gesetzmässige in der Entwickelung und im Baue der Thiere zu übersehen."

Gewiss werden alle Embryologen mit Kölliker darin übereinstimmen, dass wir uns in der Keimblattlehre und ganz besonders in der Lehre vom mittleren Keimblatt auf einem sehr schwierigen Gebiete bewegen, auf welchem sich noch die widersprechendsten Ansichten begegnen, aber zugleich werden sie wohl auch zugeben, dass durch die jetzt mehr und besser gehandhabte Methode der Querschnittsserien in den letzten Jahren mehr sichere und übereinstimmende Resultate erzielt worden sind. Wenn ich nun diese letzteren in das Auge fasse, so will es mir scheinen, als ob durch sie doch schon nach vielen Richtungen hin der Boden für die Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere vorbereitet worden sei.

Durch die neu vorgenommene Untersuchung der Anuren habe ich selbst wieder eine Reihe von Befunden erhalten, welche sich in jeder Beziehung auf die Triton-Entwicklung haben zurückführen lassen und welche mich in meinen früher vorgetragenen Ideengängen nur wieder aufs neue bestärkt haben. Dann glaube ich jetzt bei Besprechung der neueren hier einschlägigen Arbeiten eine nicht unbeträchtliche Reihe von Beobachtungen zusammengestellt zu haben, welche auf recht wichtige Uebereinstimmungen zwischen den Amphibien einerseits und den Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren andererseits hinweisen, und ich muss gestehen, dass ich selbst überrascht war, als ich bei einer Durchsicht der Literatur auf so viele Anknüpfungspunkte aufmerksam wurde. Zu denselben rechne ich auch die von Kölliker mit Entschiedenheit vertretene Behauptung, dass sich der Mesoblast von der Primitivrinne aus entwickele, und lege auf diese Aeusserung ein um so grösseres Gewicht, als His in der oben angeführten Schrift Protest erhebt gegen einen Ausspruch von mir, es werde durch die besten neueren Arbeiten über Wirbelthierentwick-

lung bewiesen, dass der Mesoblast von der Primitivrinne bez. vom Blastoporus aus zwischen die Grenzblätter hineinwachse. His behauptet, „ein solches „Hineinwachsen" sei jedenfalls nur eine sehr partielle Erscheinung und die wirklich exacte, nicht auf blosse Scheineindrücke hin arbeitende Forschung lasse die ältere Abspaltungslehre immer noch in ihrem vollen Rechte bestehen."

Endlich scheint mir zu Gunsten meiner Theorie in hohem Maasse der Umstand zu sprechen, dass durch sie, was keine andere der bisher aufgestellten Theorieen vermag, zahlreiche sich anscheinend widersprechende Beobachtungen zuverlässiger Forscher zu vereinbaren sind, insofern sie an sich richtig sind, aber da sie sich auf verschiedene Phasen eines Entwicklungsprocesses beziehen, nicht direct mit einander verglichen werden können. Obwohl dies aus den oben von mir gegebenen Einzelbeschreibungen schon hervorgeht, will ich hier doch noch in einer mehr zusammenhängenden und übersichtlichen Weise die einzelnen Punkte namhaft machen, in denen durch die Coelomtheorie eine Sichtung und Klärung in den Literaturangaben herbeigeführt wird.

Drei solcher Punkte bieten sich mir dar:

1) Bald findet sich in der Literatur die Angabe, dass der Mesoblast unpaar entstehe, bald die Angabe, dass er eine paarige Anlage sei. Dieser Widerspruch erklärt sich einfach daraus, dass das mittlere Keimblatt, wenn es zwischen die primären zwei Blätter hineinwächst, mit den Zellen, welche den Urdarm begrenzen, an den Einwachsungsstellen in Zusammenhang bleibt. So sehen wir denn noch geraume Zeit die beiden Mesoblastaussackungen auf das innigste mit einem dorsalen medianen Zellenstreifen verbunden, welcher das Material für die Chorda hergibt. Ein Theil der Forscher rechnet nun den medianen Zellenstreifen zum Mesoblast, weil er von diesem sich beiderseits nicht abgrenzen lässt und mit ihm ja auch eine Schicht bildet. Ein anderer Theil glaubt ihn Entoblast nennen zu müssen, weil er den dorsalen Verschluss des Urdarms vervollständigt und in dieser Beziehung als Ergänzung und als ein Theil der seitlichen Entoblastflächen erscheint. Gegen beide Ansichten lassen sich Gründe geltend machen. Gegen die Bezeichnung Entoblast spricht der Umstand, dass der mittlere Zellenstreifen mit dem angrenzenden Mesoblast eins ist und anfänglich mit dem Darmentoblast nicht zusammenhängt. Gegen die Bezeichnung Mesoblast lässt sich einwenden, dass unter ihm eine besondere, den Darm begrenzende Zellenlage fehlt. Den Nachweis einer solchen versuchen daher auch diejeni-

gen Forscher, welche die Chorda sich aus dem Mesoblast entwickeln lassen. Die Zeit ist aber jetzt nicht mehr fern, wo es ganz allgemein als eine ausgemachte Thatsache angesehen werden wird, dass solange die Chorda noch nicht als Strang abgesondert ist, in der dorsalen Mittellinie die Embryonalanlage stets nur zweiblätterig ist. Hierüber liegen nun doch bereits zahlreiche gleichlautende Angaben vor. Denn Kowalevsky und Hatschek beobachteten es so beim Amphioxus, Calberla[1]), Scott[2]) und ich selbst bei den Cyclostomen, Balfour bei Elasmobranchiern, Scott, Osborn, Bambeke und ich bei Tritonen, Calberla und ich bei Anuren, Balfour und Strahl bei Reptilien, Balfour, Koller, Gerlach bei Vögeln, Balfour, Hensen, Kölliker bei Säugethieren. Wer wollte da noch zweifeln, dass wir es mit einer für alle Wirbelthiere gültigen, gesetzmässigen Erscheinung zu thun haben?

Bei der Benennung der Keimblätter habe ich nun einen Weg eingeschlagen, welcher beiden oben gegenüber gestellten Parteien ihr Recht wiederfahren lässt. Den dorsalen medianen Zellenstreifen nenne ich weder Mesoblast noch Entoblast, da sich gegen beide Namen, wie oben bemerkt, triftige Einwände erheben lassen, und ich glaube zur Klärung der Verhältnisse beigetragen zu haben, indem ich für die den Darmraum umgrenzenden Zellen, da sie keine in sich zusammenhängende, vielmehr eine dorsalwärts an zwei Streifen * unterbrochene Schicht darstellen, die zwei verschiedenen Namen des Chorda- und des Darmentoblasts eingeführt habe. Damit halte ich die Streitfrage für beseitigt, ob der Mesoblast nach vorn vom Blastoporus paarig oder unpaar angelegt werde. Denn dadurch, dass der mediane Zellenstreifen im Namen schon als etwas besonderes charakterisirt wird, ergibt sich von selbst die paarige Beschaffenheit der seitlich von ihm entstehenden Theile. Ferner stimme ich mit der einen Partei darin überein, dass der Chordaentoblast seitlich in den Mesoblast (und zwar in das parietale Blatt) übergeht, mit der anderen darin, dass er den Darmraum unmittelbar begrenzen hilft.

2. Es erscheint zweitens von meinem Standpunkt aus als ein nur scheinbarer Widerspruch, wenn von einigen Forschern das mittlere Keimblatt aus dem Entoblast, von anderen aus dem Ekto-

---

[1]) Calberla, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. III.

[2]) Scott, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.

blast abgeleitet wird. Das eine beobachten wir ohne jeden Zweifel beim Amphioxus lanceolatus, wo durch Einfaltung des Entoblasts die Mesoblastsäckchen erzeugt werden, das andere beschreiben die meisten Forscher, deren Angaben ich mich anschliesse, für die höheren Wirbelthiere. Hier sehen wir auf späteren Stadien, wie bei den Amphibien vom Urmund, bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren von der Primitivrinne aus Ektoblastzellen in das Innere des Keims hineinwachsen und theils zur Vergrösserung des Chordaentoblasts theils des Mesoblasts beitragen. Den hier vorliegenden Gegensatz nenne ich nur einen scheinbaren, da ich ihn durch folgende einfache Erwägung beseitigen zu können glaube.

Nach der Coelomtheorie entstehen Entoblast und Mesoblast in gleicher Weise durch Einfaltung einer Membran, die ursprünglich eine Kugeloberfläche begrenzte (Blastula). Der oben hervorgehobene Gegensatz wird dadurch hervorgerufen, dass in dem einen Falle Entoblast und Mesoblast sich nach einander, in dem anderen sich mehr gleichzeitig anlegen. Beim Amphioxus ist die Gastrulabildung beendet, ehe durch neue Einfaltuug des Entoblasts die Binnenfläche eine complicirtere Beschaffenheit gewinnt; daher erhält ein jeder Beobachter den unzweifelhaften Eindruck, dass sich der Mesoblast aus dem Entoblast entwickelt. Bei den höheren Wirbelthieren dagegen entstehen die seitlichen Mesoblastmassen schon zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung selbst noch nicht zum Abschluss gelangt ist; sie stammen so ganz naturgemäss und selbstverständlich wie der Entoblast auch von Zellen ab, die am Blastoporus oder an der Primitivrinne von der Oberfläche in das Innere des Keims hineingewachsen sind. Daher reden die meisten Forscher in diesem Falle von einer Genese des Mesoblasts aus dem Ektoblast. Das Endresultat ist hier wie dort das gleiche, so dass von einem wirklichen Gegensatz in der Entwicklung bei dieser Betrachtung der Verhältnisse wohl nicht gesprochen werden kann; auf diese wie auf jene Weise wird der Keim in seinem Innern in complicirtere Räume abgetheilt, wodurch er eine bedeutende Oberflächenvergrösserung erfährt.

3. Drittens wird nach meiner Darstellung eine Vereinbarung zwischen den verschiedenen Ansichten über die Genese der Chorda herbeigeführt. Wenn hier die Chorda vom Mesoblast, dort vom Entoblast abgeleitet wird, so hat diese verschiedene Auffassungsweise zwei Ursachen; einmal beruht sie auf der entgegengesetzten Deutung des Mittelstreifens, worüber schon im ersten Absatz gesprochen wurde, und zweitens ist sie darauf zurückzuführen, dass

die einzelnen Forscher, je nachdem sie dieses oder jenes Stadium der Chordaentwicklung beobachtet und für besonders beweisend gehalten haben, in ihrem Urtheil bestimmt worden sind. Wer das erste Stadium im Auge hat, wo der Mittelstreifen beiderseits unmittelbar in den Mesoblast übergeht (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3), wird geneigt sein von letzterem die Chorda abzuleiten. Wer aber auf das spätere Stadium den Schwerpunkt verlegt, wo der Chordaentoblast nach seiner Ablösung vom Mesoblast als ein verdickter Zellenstreifen des Darmdrüsenblattes (Taf. VIII, Fig. 4) ganz offenbar erscheint, wird mit Entschiedenheit den entoblastischen Ursprung behaupten. In keiner von diesen beiden Ansichten wird eben der Sachverhalt in einer erschöpfenden Weise klargestellt, denn das Zellenmaterial, aus welchem sich die Chorda anlegt, ist streng genommen weder zum Mesoblast noch zum Entoblast zu rechnen, es nimmt wegen der eigenthümlichen Beziehungen, die es zum Mesoblast und zum Darmentoblast zeigt, eine besondere Stellung ein und muss daher durch einen besonderen Namen in seiner Eigenart unterschieden werden.

Wenn somit durch die von mir gegebene Darstellung zahlreiche anscheinend widersprechende Angaben zuverlässiger Forscher vereinbart werden können, so glaube ich, dass schon dieser Umstand in hohem Maasse zu Gunsten meiner Theorie spricht. Doch wir wollen auch noch nach anderer Richtung auf die Prüfung derselben eingehen, indem wir gleich die cardinale Frage aufwerfen, mit welchem Rechte auf Grund meiner Beobachtungen die Bildung des Mesoblasts als Einfaltungsprocess betrachtet werden kann. Um über diese Frage ein Urtheil fällen zu können, ist es vor allen Dingen nothwendig, dass man sich über die Grundlagen der zu beurtheilenden Theorie zuvor einigt. Als Grundlagen derselben aber betrachte ich folgende, wie mir scheint, durch zahlreiche Beobachtungen bei den verschiedensten Wirbelthieren sicher gestellte Verhältnisse:

1) Der Keim ist bei allen Wirbelthieren, bevor die Chorda gebildet ist, im Bereich eines vor dem Blastoporus und der Primitivrinne gelegenen Mittelstreifens zweiblätterig. Er setzt sich hier zusammen aus dem Ektoblast (Medullarplatte) und aus dem Chordaentoblast, welcher an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt.

2) Zu beiden Seiten dieses Mittelstreifens wird der Keim dreiblätterig, wenn wir den Mesoblast als ein einfaches Blatt aufführen, er wird vierblätterig, wenn wir den Mesoblast aus einer

parietalen und aus einer visceralen Zellenlage bestehen lassen, welche anfänglich fest aufeinander gepresst sind und erst später mit dem Auftreten des Coeloms in thatsächlicher Trennung erscheinen.

3) Bei keinem der Wirbelthiere entsteht der Mesoblast durch Abspaltung sei es vom äusseren sei es vom inneren Grenzblatt, da er von beiden mit Ausnahme eines sehr beschränkten Keimbezirkes überall durch einen Spaltraum scharf abgegrenzt wird.

4) Ein Zusammenhang des Mesoblasts mit angrenzenden Zellenschichten findet nur Statt 1) am Blastoporus oder an der Primitivrinne, wo alle drei Keimblätter untereinander verbunden sind und 2) zu beiden Seiten des Chordaentoblasts. Ich habe gezeigt, wie hier nicht allein bei den Amphibien, sondern in gleicher Weise auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren der Mesoblast weder vom Chordaentoblast, noch vom Darmentoblast zu trennen ist.

5) Die erste Anlage des Mesoblasts beobachtet man an den eben genannten Keimbezirken und sieht sie von hier aus (also von der Umrandung des Blastoporus oder von der Primitivrinne und von beiden Seiten des Chordaentoblasts) sich nach vorn, nach hinten und ventral- oder seitwärts ausbreiten. Nach vorn vom Blastoporus erscheint der Mesoblast als eine paarige durch den Chordaentoblast getrennte Anlage, nach rückwärts vom Blastoporus ist er unpaar.

6) Wenn erwiesener Maassen der Mesoblast von keinem der Grenzblätter durch eine in loco stattfindende Abspaltung entsteht, so kann seine von einem bestimmten Keimbezirk allmälig erfolgende Ausbreitung nur auf einem Einwachsen von Zellen beruhen, welches von den Stellen aus geschieht, an denen ein Zusammenhang mit anderen Zellschichten nachgewiesen ist. Das Hauptmaterial zu seinem Wachsthum bezieht der Mesoblast von Zellen, welche am Blastoporus oder an der Primitivrinne von aussen in das Innere des Keimes einwandern. Es dauert hier der bei der Gastrulation beginnende Process der Einstülpung oberflächlich gelegener Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien noch fort.

7) Währenddem sich die Chorda entwickelt, lösen sich die beiden paarigen Mesoblastanlagen an den Stellen, an denen ihr Einwachsen erfolgt ist, von den angrenzenden Zellenschichten ab, und gleichzeitig wachsen unter der Chorda die beiden Hälften des Darmentoblasts zusammen, wodurch der Darm seinen dorsalen

Abschluss erhält. Dieser letztere Process kann dadurch eine Modification erfahren, dass, wie es bei den Anuren beobachtet wird, eine Zellenlamelle des Chordaentoblasts sich am dorsalen Verschluss des Darms betheiligt, indem sie mit den angrenzenden Rändern des paarigen Darmentoblasts verwächst und von dem sich abschnürenden Chordastrang isolirt wird.

Für jeden der sieben hier aufgeführten Punkte lassen sich aus der neuesten Wirbelthier-Literatur Beobachtungen vortrefflicher Embryologen anführen, und zwar Beobachtungen aus der Entwicklung der Amphibien, der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere.

Es handelt sich daher jetzt nur noch um den einen Punkt, ob wir ein Recht haben, das Einwachsen des Mesoblasts als einen Einfaltungsprocess epithelialer Lamellen zu deuten. Ein solches glaube ich aus fünf verschiedenen Gründen für mich in Anspruch nehmen zu dürfen.

1) Es wächst der Mesoblast als eine zusammenhängende Masse aus anerkannter Maassen epithelialen Lamellen hervor.

2) Bei allen Wirbelthieren tritt im Mesoblast frühzeitig ein Spaltraum auf, der von epithelial angeordneten, oft cubischen oder cylindrischen Zellen umgeben wird. Parietaler und visceraler Mesoblast sind, wie in besonders frappanter Weise bei den Elasmobranchiern schon auf einem sehr frühen Entwicklungstadium zu sehen ist[1]), epitheliale Lamellen.

3) Von diesen epithelialen Lamellen stammen beim Erwachsenen ächte Epithelmembranen ab, wie das peritoneale Flimmerepithel mancher Wirbelthiere, und Drüsen, die in jedem Punkte den aus Epithelmembranen entstehenden Drüsen gleichen (Nieren, Hoden, Eierstock).

4) Alle diese Erwägungen gewinnen noch eine viel grössere Bedeutung, wenn wir die analogen Entwicklungsvorgänge beim Amphioxus berücksichtigen. Nach den entscheidenden Beobachtungen von Kowalevsky[2]) und Hatschek[3]) bildet sich bei

---

[1]) Vergl. Balfour, A monograph on the development of elasmobranch fishes (Taf. X, Fig. 1 u. 4).

[2]) Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

[3]) Hatschek, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. IV.

diesem niedersten Vertebraten, der Mesoblast, welcher dieselben Organe (Urwirbel, Musculatur etc.), wie bei anderen Wirbelthieren liefert, durch Einfaltung einer Epithellamelle, und es communicirt eine Zeitlang der Hohlraum (Coelom) des Mesoblasts mit dem Gastrularaum.

5. Der Einwand, dass der Mesoblast der Wirbelthiere als eine einzige Zellenmasse angelegt werde und somit nicht zwei Epithelblättern gleichwerthig sein könne, verliert sein Gewicht für jeden, der die zahlreichen anderweitig vorkommenden, analogen Entwicklungserscheinungen kennt. — Ich erinnere daran, wie bei den Chaetognathen die seitlichen Mesoblastmassen, die bei ihrer Entstehung eine Höhlung besassen, sie vorübergehend verlieren und vollkommen solid werden, bis später wieder in ihnen die Höhlung hervortritt, — ich erinnere an die solide Anlage des Nervenrohres der Knochenfische, vieler Sinnesorgane, der meisten Drüsenschläuche oder allgemeiner gesagt, an die solide Anlage epithelialer Organe, welche sich durch Ausstülpung von Epithellamellen entwickeln und erst später, wenn sie in Function treten, eine Höhlung durch Auseinanderweichen der Zellen gewinnen.

Aus diesen fünf Gründen halte ich das Einwachsen des Mesoblasts für einen Einfaltungsprocess. Vielleicht ist es mir gelungen, auch von meinen Lesern wenigstens einen Theil davon überzeugt zu haben, dass die Ausdehnung der Coelomtheorie auf die Vertebraten wohl möglich ist und dass wir uns dabei „nicht über alle Grenzpfähle der Beobachtung hinaus auf ein Gebiet begeben,“ auf welches ein das Für und Wider ohne Vorurtheil prüfender Forscher nicht auch zu folgen vermöchte. Gerade bei den Wirbelthieren liegt ein überaus reiches, über alle Klassen sich erstreckendes Beobachtungsmaterial vor, welches nur gesichtet zu werden braucht, um eine Reihe gesetzmässiger Erscheinungen erkennen zu lassen. Aus der Natur dieses gesichteten Materiales, das mir zahlreiche und wichtige Anknüpfungspunkte geboten hat, rechtfertigt sich von selbst die Ausdehnung der Coelomtheorie auf die Wirbelthiere. Weit entfernt, dass diese Theorie eine willkürliche Conception sei, ist sie der Ausdruck für eine Thatsachenreihe und stützt sich auf Gründe, die unter sich zusammenhängen und sich ergänzen und mit denen man sich gegnerischerseits wird abzufinden haben.

Um mich nicht Missverständnissen auszusetzen, habe ich jetzt noch einen wichtigen Punkt zu berühren. Wenn ich nämlich den Mesoblast durch Einfaltung einer Epithelmembran bei den Wirbel-

thieren entstehen lasse, so halte ich nach wie vor an der bereits in der Coelomtheorie geäusserten Ansicht fest, dass man unter dem Worte „mittleres Keimblatt“ bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, dass es ausser dem einen epithelialen durch Einfaltung gebildeten Theil noch einen zweiten Theil gibt, für welchen mein Bruder und ich den Namen Mesenchym eingeführt haben. Auf die Entwicklung des Mesenchyms bei den Wirbelthieren habe ich weder früher noch auch jetzt meine Untersuchung ausgedehnt. Der Schluss, dass ein zweiter Bestandtheil des sogenannten mittleren Keimblattes der Autoren noch neben dem eingestülpten epithelialen Theile unterschieden werden müsse, basirt auf einer Vorstellungsreihe, welche sich aus dem Studium der Histologie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen, der Coelenteraten, Würmer, Echinodermen, Mollusken etc. bei mir herausgebildet hat. Das zwischen den epithelialen Blättern dieser Thiere gelegene Mesenchym nämlich entspricht in histologischer und physiologischer Hinsicht der Bindesubstanzgruppe der Vertebraten.

Auf diesen in unserer Coelomtheorie bei Besprechung der Vertebraten kaum berührten Punkt jetzt noch ausführlicher einzugehen, sehe ich mich um so mehr veranlasst, als His in der schon oben erwähnten Schrift „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast)“ an ihn angeknüpft hat. His[1]) findet, dass wir uns mit ihm in einer ganzen Reihe von Gesichtspunkten begegnen, vor Allem in dem Grundsatze, dass man „unter dem Worte mittleres Keimblatt bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle der alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe einzuführen;“ und er fährt fort: „Es ist dieses Zusammentreffen um so bemerkenswerther, als die Gebrüder Hertwig völlig unabhängig von mir auf ihre Gedankenentwicklung gelangt sind, da sie (aus welchem Grunde ist mir nicht ersichtlich) von all meinen seit dem Jahr 1865 erschienenen entwickelungsgeschichtlichen Monographien keinerlei Kenntniss genommen haben. Auch sind unsere Ausgangspunkte, sowohl die empirischen als die theoretischen völlig verschiedene gewesen. Während ich von den Untersuchungen über ein höher

---

[1]) W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwickelungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv f. anat. und physiol.-anatom. Abh. 1882, pag. 89.

stehendes Wirbelthier ausgegangen war, haben sie sich ihren Unterbau bei den Coelenteraten geholt; während ich mich durch Gesichtspunkte histologischer und physiologischer Natur leiten liess, sind sie Anhänger einer exclusiv morphologischen Richtung."

Darauf sucht His nachzuweisen, dass unsere Eintheilung in Mesenchym- und Epithelialgewebe seiner älteren Eintheilung in parablastische und archiblastische Gewebe entspricht.

Indem ich jetzt die His'sche Schrift zur Grundlage der weiteren Erörterung wähle, wird meine Aufgabe eine doppelte sein: erstens zu zeigen, inwieweit die ursprüngliche Parablasttheorie [1]) von His und unsere Mesenchymtheorie einander gleichen, und zweitens die Stellung anzudeuten, welche ich in der Frage nach der Entwicklung des Mesenchyms der Wirbelthiere einnehme.

Bei Besprechung des ersten Theiles meiner Aufgabe muss ich gleich von vornherein hervorheben, dass die von His betonte Uebereinstimmung eine sehr bedingte und zum Theil äusserliche ist. Dieselbe besteht darin, dass wir zwei Kategorien von Geweben aufstellen und zwischen denselben einen Gegensatz annehmen, der sich aus einer verschiedenen Entwicklungsweise, also genetisch, erklären soll. Dagegen gehen wir in unsern Ansichten in jeder Beziehung aus einander, sowie es sich um die nähere Ausführung des eben angedeuteten allgemeinen Gesichtspunktes handelt. Die zwei von His und uns aufgestellten Kategorien enthalten verschiedene Gewebe, unsere genetischen Erklärungsprincipien haben auch nicht das geringste mit einander gemein; in den sich anschliessenden allgemeinen Fragen über das Wesen der histologischen Differenzirung und über die Art, wie zwischen histologischer und embryonaler Entwickelung eine gesetzliche Beziehung vorhanden ist, nehmen wir einen verschiedenen Standpunkt ein; endlich sind auch in äusserlicher Beziehung die Mesenchym- und die Parablasttheorie verschieden, insofern diese sich allein auf die Wirbelthiere bezieht, jene für das ganze Thierreich ein gesetzmässiges Verhältniss festzustellen sucht, und insofern, wie His selbst hervorhebt, sowohl unsere empirischen als theoretischen Ausgangspunkte völlig andere gewesen sind.

Wenn wir nach dieser Vorbemerkung das Einzelne näher vergleichend prüfen, so rechnet His zu seinem Parablast sämmt-

[1]) His, Untersuchungen über die erste Entwicklung des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

Derselbe, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1874.

liche Bindesubstanzen, das Blut und das Endothel der Gefässe, während wir ausser den genannten Geweben auch Muskelfaserzellen und Nervengewebe aus dem Mesenchym entstehen lassen und selbst die Möglichkeit noch anderer histologischer Erzeugnisse nicht ausschliessen. Demgemäss decken sich auch die Begriffe archiblastisches und epitheliales Gewebe nicht.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht lehrt die Theorie von His, dass der Körper der Wirbelthiere aus zwei ihrem ganzen Wesen nach grundverschiedenen Anlagen, aus einem Hauptkeim und aus einem Nebenkeim hervorgeht. Als Hauptkeim oder Archiblast bezeichnet er die aus dem Furchungsprocess entstehenden Zellen, welche in der Keimscheibe enthalten sind. „Aus ihm entwickelt sich das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der echten Epithelien und der Drüsen." Als Nebenkeim oder Parablast wird der weisse Dotter aufgeführt und als eine Quelle erwähnt, die man bis dahin gar nicht zum Keime gezählt habe. Nach der Theorie von His, welche auch in späteren Schriften noch aufrecht erhalten wird, soll sich der weisse Dotter aus Granulosazellen bilden, welche massenhaft in das primordiale Ei eindringen und indem sie eine Reihe eigenthümlicher Metamorphosen durchmachen, zu den weissen Dotterzellen und den gelben Kugeln werden. Die Granulosazellen aber sollen wieder mit grösster Wahrscheinlichkeit bindegewebiger Abstammung sein, wie sie denn auch nach ihrer Einwanderung in's Ei nur wieder Bindegewebe und Blut zu erzeugen vermögen. Hauptkeim und Nebenkeim sollen in einem fundamentalen Gegensatz zu einander von Anfang bis zu Ende stehen; nur der erstere soll den Einfluss der Befruchtung erfahren, während der letztere als „eine rein mütterliche Mitgift" erscheint. Von aussen her sollen während der Entwicklung die parablastischen Gewebe (Blut und Bindegewebe) allmälig in die zwischen den archiblastischen Theilen sichtbar werdenden Lücken einwandern und sie ausfüllen.

Mit äusserster Consequenz seine Anschauungen fortspinnend, schliesst denn His das Kapitel „über die embryonalen Keime und ihre Verwendung" mit den für die Parablasttheorie charakteristischen Sätzen (p. 42):

„Sind nun aber die beiden in ihrer Entwickelung so differenten Keime zu irgend einer Zeit derselben Quelle entsprungen? Ich habe oben gezeigt, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit die Zellen der Granulosa nichts Anderes sind, als die innerste Schicht von

Bindegewebszellen, welche die aus Spindelgewebe gebildete Follikelwand überschritten haben. Aus den Granulosazellen geht nun aber der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir hätten sonach in der That zwei Gewebsfamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, jeweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamem Bau sich vereinigend, niemals aber dem Charakter untreu werdend, den sie einmal erhalten. Es ist dies, wie man sieht, eine Complication auf einem Gebiete, auf welchem die neueren Arbeiten über die Entstehung organischen Lebens sie am wenigsten hätte erwarten lassen. Nicht jede Zelle kann zu Allem werden, sondern der Einen ist dieser, der Andern ein anderer Kreis von Entwickelungsmöglichkeiten erschlossen."

Zu der hier kurz skizzirten Gedankenentwicklung von His hat unsere Coelomtheorie so wenig Anknüpfungspunkte, dass sie sogar eher in einem Gegensatz zu derselben steht. Abgesehen davon, dass wir nicht im unbefruchteten Ei zwei fundamental verschiedene Keime annehmen, leugnen wir sogar für die eigentliche Entwicklungsperiode das Vorhandensein eines Archiblasts und eines Parablasts; wir lassen nichts dem eigentlichen Keim fremdartiges von aussen her zwischen die Theile des embryonalen Körpers hineinwachsen, bei uns stammen alle Gewebe aus den von der Eizelle herrührenden Furchungszellen ab und entwickeln sich aus ihnen durch morphologische und histologische Differenzirung. Während His einen aus den Furchungszellen zusammengesetzten Keim als Bildner seiner archiblastischen Gewebe und den weissen Dotter (einen Abkömmling des mütterlichen Bindegewebes) als Quelle für Blut und Bindesubstanz unterscheidet, nehmen wir eine Eintheilung der Embryonalzellen vor nach der verschiedenen Anordnung und Lagerungsweise, welche sie während der Entwicklung eingehen.

Die meisten Zellen nehmen eine epitheliale Anordnung ein, d. h. durch eine verschwindende Menge von Kittsubstanz verbunden und dicht zusammengefügt bilden sie regelmässige Epithellamellen, die sogenannten Keimblätter, welche durch Faltungsprocesse, die an ihnen stattfinden, die Grundlage für die mannigfaltigsten Thierformen abgeben. Andere Embryonalzellen treten zu den Keimblättern in einen gewissen Gegensatz, indem sie aus dem epithelialen Verbande ausscheiden und in eine zwischen den Keimblättern secernirte Substanz gerathen, in welcher sie zerstreut als Ernährungs- und Bildungscentren derselben lagern.

Die ausgewanderten embryonalen Zellen nennen wir die Mesenchymkeime und wir lassen sie ein zwischen die epithelialen Begrenzungslamellen eingeschlossenes, in selbständiger Weise fortwachsendes Gewebe, das Mesenchym, bilden.

Beide Anlagen sind nach unserer Theorie der verschiedenartigsten histologischen Differenzirung fähig. Darin ist wieder zwischen His und uns ein bedeutsamer Unterschied gegeben, welcher sich vielleicht in kürzester Weise so definiren lässt, dass unser Mesenchym mehr ein topographisch-entwicklungsgeschichtlicher, der Parablast von His mehr ein histologisch-entwicklungsgeschichtlicher Begriff ist. Nach unserer Ansicht können die Mesenchymzellen nicht nur wieder eine epitheliale Anordnung später eingehen, um neugebildete Hohl- und Spalträume im Mesenchym zu überziehen (Endothel der Gefässe, Gelenkhöhlen, Lymphspalten etc.), sondern sie können auch zu Muskelfaserzellen (Herz, Gefässwände) Nervengewebe etc. werden. Nach His dagegen soll aus dem Parablast seinem inneren Wesen nach schlechtweg nichts anderes, als ein bestimmter histologischer Formenkreis, als Bindegewebe, Endothel und Blut entstehen können; einen anderen Formenkreis erzeugt der Archiblast.

Schliesslich gehen His und wir auch in unserem Erklärungsversuch des mittleren Keimblattes aus einander, obschon wir darin übereinstimmen, dass wir in genetischer Hinsicht zwei Bestandtheile desselben annehmen. Denn His lässt den archiblastischen Theil (Chorda, quergestreifte und glatte Muskulatur, Nervengewebe, Epithel des Urogenitalsystems etc.) sich in loco theils vom äusseren, theils vom inneren Keimblatt abspalten und dazwischen den Parablast als etwas Fremdes von aussen hineinwachsen; wir leiten beide Theile des „mittleren Keimblattes" aus den beiden primären Blättern nur in verschiedener Weise ab, den einen durch Einfaltung der epithelialen Lamellen, den anderen durch Auswanderung oder um eine ältere embryologische Bezeichnung zu gebrauchen, durch Abspaltung von Zellen. Wenn man in der Parablasttheorie den Satz verwirft, dass der Parablast etwas dem Keim fremdartiges sei, und dafür annimmt, dass er auch aus dem Entoblast angelegt wird, so kann ich, wenn ich mich auf den His'schen Standpunkt stelle, überhaupt nicht mehr einen genetischen Unterschied zwischen dem parablastischen und archiblastischen Theil des „mittleren Keimblattes" erkennen; denn bei einer derartigen Annahme würden ja Chorda, Muskulatur etc., Bindegewebe und Blut durch

Abspaltung von einem der beiden Grenzblätter, also vermöge eines gleichartigen Vorganges, gebildet werden.

Nachdem wir so die Parablast- und die Mesenchymtheorie mit einander verglichen haben, kann ich auf die von His aufgeworfene Frage, warum seine seit 1865 erschienenen entwicklungsgeschichtlichen Monographieen, welche uns nicht unbekannt waren, in unserer Schrift unerwähnt geblieben sind, Antwort geben. In unserer Schrift, welche alle einzelnen Thierstämme behandelt, sind in dem sehr umfangreich gewordenen Literaturverzeichniss theils nur solche Arbeiten aufgeführt, welche uns Beobachtungs- und Beweismaterial für die von uns ausgesprochenen Ansichten geliefert haben, theils Arbeiten, in welchen wir auf den unsrigen ähnliche Anschauungen gestossen sind. Bei der Parablasttheorie vermissten wir eine Uebereinstimmung. Dagegen wurde das His'sche Programm über die Häute und die Schrift über unsere Körperform citirt, weil wir in zustimmender Weise auf hier ausgesprochene Gedanken Bezug genommen haben. Auch in dieser Untersuchung würde ich nicht die Differenzpunkte zwischen der Auffassung von His und von uns herausgekehrt haben, wenn ich nicht durch die kritische Besprechung in der Schrift: „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim" dazu veranlasst worden wäre, auch würde ich es insofern unterlassen haben, als aus den letzten Arbeiten von His nicht klar zu ersehen ist, in wie weit er selbst noch an seiner ursprünglichen Parablasttheorie augenblicklich festhält.

So erklärt His[1]) in seiner 1876 erschienenen Untersuchung über den Keimwall des Hühnereies, dass die Frage, ob die parablastischen Anlagen aus den Elementen des weissen Dotters abzuleiten sind, von derjenigen ihrer örtlich gesonderten Entstehung wohl auseinander zu halten sei, und er bezeichnet jetzt nur noch als Eigenthümlichkeiten der parablastischen Gewebe 1. ihre Entstehung in der Peripherie des Embryo, und 2. ihr allmäliges Vordringen in seine einzelnen Spalträume. Beides sind Eigenthümlichkeiten, welche für die Entwicklung des Mesenchyms des Hühnchens eine gewisse Bedeutung haben mögen, aber gewiss nicht die Entwicklung des Mesenchyms im Allgemeinen kennzeichnen.

Auch in seiner neuesten Schrift[2]) will His die Entstehungs-

---

[1]) His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschr. für Anat. u. Entwicklungsg. 1876.

[2]) His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim. l. c. pag. 70.

geschichte des Nebendotters, die Rolle der Granulosa etc. ausser Betracht lassen, und sucht er „den principiellen Schwerpunkt der Frage nicht mehr darin, ob die Bindesubstanzanlage aus dem gefurchten oder ungefurchten Keime stammt, sondern darin, ob sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht als die Anlagen der übrigen Theile". Sein Hauptziel ist „die genetische Ausscheidung der Bindesubstanzen" von den übrigen Geweben. Er theilt dann in 2 Abschnitten Beobachtungen mit, die theils von ihm, theils von anderen Forschern an verschiedenen Wirbelthieren angestellt worden sind: 1. Beobachtungen über Zellen ausserhalb des gefurchten Keimes und über deren Schicksal, und 2. Beobachtungen über das Hineinwachsen von Gefäss- und Bindesubstanzzellen in den Leib des Embryo.

Wenn ich auf den vorausgegangenen Blättern vielfach zu den theoretischen Anschauungen von His habe in Opposition treten müssen, so schliesse ich mich seinen der Theorie entblössten Beobachtungen gern an und erblicke in ihnen eine Förderung der Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms der Wirbelthiere. Hiermit wende ich mich zugleich zu dem zweiten Theile meiner Aufgabe und deute noch die Stellung an, welche ich in der Frage nach dem Ursprung des Mesenchyms der Wirbelthiere einnehme, obwohl mir eigene Beobachtungen über dieses Thema nicht zu Gebote stehen.

His [1]) unterscheidet bei Knochenfischen, bei Elasmobranchiern, bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, wie ich meine mit Recht, einen peripheren Mesodermantheil, welcher von dem an der Primitivrinne sich einfaltenden Mesoblast nicht abgeleitet werden kann. Denn letzterer hört seitlich schon früher mit zugeschärften Rändern auf und dringt vor der Hand nicht in den hier in Frage kommenden Bezirk ein (Taf. IX Fig. 13). Der periphere Mesodermantheil wird zum Gefässblatt, welches sich zuerst im Gefässhof anlegt und aus Mesenchymzellen besteht, aus denen sich ungemein früh Blutgefässe und Blut bilden. Wie His recht anschaulich beschreibt, wächst das Mesenchym, sein parablastischer Mesodermantheil, von der Peripherie in alle Spalträume hinein, welche zwischen den Grenzblättern und den vom Mesoblast gelieferten Anlagen mehr und mehr hervortreten. Der Munttheil

[1]) In Betreff der Literatur des jetzt abzuhandelnden Gegenstandes verweise ich auf die Schrift von His: „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim" etc.

des einwachsenden Gewebes folgt der oberen Fläche des Darmdrüsenblattes, ein kleinerer Theil breitet sich medianwärts unter dem Ektoblast aus. Dann werden die Chorda, das Medullarrohr und die Urwirbel umwachsen. Der gewiss sehr zutreffenden Darstellung von His zu Folge ist die Reihenfolge „seiner parablastischen Invasion“, oder sagen wir der Mesenchymentwicklung, eine gegebene: erst muss sich ein freier Spaltraum gebildet haben, dann dringen in diesen von einer benachbarten parablastischen Anlage aus Zellen oder Zellenausläufer ein, welche den offenen Raum anfangs nur unvollkommen erfüllen; später kommt es dann zur Gefässbildung, oder wo diese ausbleibt, da bilden die Zellen mit ihren feinen Zweigen ein zusammenhängendes Gerüst, das sich in seiner Ausbreitung den umgebenden Theilen anschliesst. Während der ersten Perioden der Entwickelung werden die parablastischen Gewebsanlagen fast durchweg zu Gefässröhren. Später ändert sich dies Verhältniss, die Zellen erhalten sich als Bindesubstanzzellen und zwischen ihnen tritt in der Folge eine weiche durchsichtige Zwischensubstanz auf.“

Mir scheinen diese Beobachtungen von His, welche übrigens auch schon in seinen älteren Schriften niedergelegt sind, vollkommen richtig zu sein, und ich hoffe, dass es sich bald bewahrheiten wird, wenn His[1]) sagt: „Die Ueberzeugung, dass jene Anlagen einen durchaus selbständigen Theil des sog. mittleren Keimblattes und überhaupt des Keimes bilden, wird sich ihre Bahn brechen, denn es wird schliesslich unmöglich sein, die Eigenthümlichkeiten zu verkennen, die dieselben hinsichtlich des Ortes ihres ersten Auftretens und hinsichtlich der Art ihrer Ausbreitung darbieten.“ Es wäre wünschenswerth, wenn der Process der Mesenchymbildung einmal zum Gegenstand einer vergleichenden, alle oder wenigstens mehrere Klassen der Wirbelthiere umfassenden Untersuchung gemacht würde. Auch dürfte wohl der eine Punkt noch genauer festzustellen sein, ob nicht vielleicht an mehreren getrennten Stellen zugleich durch Auswanderung von Zellen Mesenchymkeime gebildet würden.

Nur soweit es hier angegeben ist, erstreckt sich meine Uebereinstimmung mit den neuesten Angaben von His. Dagegen treten wieder nicht unerhebliche Meinungsverschiedenheiten hervor 1) in der Frage nach der Abstammung des Gefässblattes und 2) in der Frage nach den Producten, welche vom Gefässblatt geliefert werden.

[1]) His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. l. c. p. 274.

His lässt an der Bildung des peripheren Mesodermantheils bei den Wirbelthieren den Dotter participiren, hält es aber zur Zeit noch nicht für möglich ein einheitliches Bild von der Entwicklungsgeschichte der parablastischen Zellen zu entwerfen; für das Huhn vertritt er die Bildung der neuen Zellen innerhalb von Dotterkugeln, die vom Protoplasma des Keimwalles umwachsen worden sind. Als gemeinsame Erscheinung bei der Bildung parablastischer Zellen tritt ihm „die Concurrenz von Dotterkörpern und vom Protoplasma entgegen."

Ich fasse die Verhältnisse in einer anderen Weise auf. Indem ich den Beobachtungen von Hoffmann[1]) über den Furchungsprocess der Knochenfische einen besonderen Werth beilege, sehe ich in den Kernen, welche an der Dotteroberfläche meroblastischer Eier und namentlich im sogenannten Keimwall vorkommen, nicht Neubildungen, sondern durch Theilung entstandene Abkömmlinge des ersten Furchungskerns. Da sie von einem Protoplasmamantel umhüllt in die gemeinsame Dottermasse eingebettet sind, ist die Isolirung zu selbständigen Zellen beim Furchungsprocess nicht zu Stande gekommen. Nach Beendigung der Keimblätterbildung ist der kernhaltige Dotter mit zum Entoblast hinzu zu rechnen und bildet den seitlichen und ventralen Theil desselben. Er muss zu ihm aus denselben Gründen hinzugerechnet werden, aus denen ich entgegen der Auffassung von Götte das innere Keimblatt der Tritonen und Anuren nicht nur aus den dorsalen als dünnes Blatt ausgebreiteten Entoblastzellen, sondern auch aus der ventral gelegenen grosszelligen Dottermasse zusammengesetzt sein lasse. Um den mehr dotterfreien von dem mehr dotterreichen Theile zu unterscheiden, kann man von einem Darm- und einem Dotter-Entoblast reden.

Ich glaube nun nach den Beschreibungen anderer Forscher annehmen zu dürfen, dass die Mesenchymkeime vom Entoblast oder genauer gesagt vom Dotterentoblast abstammen, indem sie aus diesem Theile des Keimblattes auswandern oder sich von ihm abspalten, um das Gefässblatt zu bilden. Letzteres, bemerkt His, „entsteht bei Vögeln, wahrscheinlich auch bei Reptilien, ferner bei Knochenfischen und Plagiostomen dadurch, dass zuvor eingeschlossene parablastische Zellen an der äusseren Fläche des Keimwalles frei werden und zu einer selbständigen Schicht sich sammeln." (pag. 84.)

---

[1]) C. K. Hoffmann, Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zoologischer Anzeiger 1880. pag. 629.

Welche Theile des fertigen Organismus, — so lautete die zweite oben aufgeworfene Frage — nehmen bei den Wirbelthieren aus den Mesenchymkeimen (Gefässblatt) ihren Ursprung? Hier sind His und ich nur hinsichtlich der Bindesubstanzgruppe einer Meinung. Dagegen gehen wir in unserem Urtheil über die Gefässe, das glatte Muskelgewebe, das Endothel weit auseinander.

Bei den Gefässen leitet His nur das Bindegewebe und das Endothel von seinem Parablast ab, während die Gefässmuskulatur von seinem Archiblast geliefert werden soll. Beobachtungen über die Entwicklung der letzteren liegen nicht vor, es handelt sich also um eine blosse Hypothese. Wenn man nun bedenkt, in welcher innigen morphologischen und physiologischen Beziehung das glatte Muskelgewebe zur Gefässwand steht, wenn man ferner bedenkt, wie das Endothelrohr allseitig in Bindegewebe eingebettet, nirgends zu epithelialen Zellenlagen (oder dem Archiblast) in directe Berührung tritt, so wird dem unbefangenen Beobachter die Hypothese von His zum mindesten als eine sehr gezwungene erscheinen. Denn was in aller Welt könnte die archiblastischen (nach uns epithelialen Zellen) veranlasst haben, dass sie sich von dem Ektoblast, dem Entoblast oder dem Einfaltungsmesoblast aus ins Mesenchym einsenken, um sich den Endothelröhren des Gefässbaums hinzu zu gesellen und an ihnen fortwachsend ihnen, wo es Noth thut, glatte Muskellagen zu verschaffen.

Ich glaube, dass ich in diesem Punkte physiologischer denke als His, welcher gerade der Vertreter einer physiologisch denkenden Histologie sein will, dagegen in mir einen Anhänger einer exclusiv morphologischen Richtung zu sehen vermeint. Indem ich ein solches planloses und complicirtes, durch directe Beobachtung wohl kaum festzustellendes Durcheinanderwachsen der Zellen verwerfe, lasse ich die glatten Muskelzellen sich an Ort und Stelle der ursprünglich bindegewebigen Wandungen des Endothelrohres aus indifferenten Zellen in dem Maasse bilden, als der Arbeitszweck des betreffenden Organes es erfordert. Das Protoplasma einer Zelle birgt eben in sich verschiedene Anlagen, um sich in dieser oder jener Richtung differenziren zu können; und es kommt nur auf die besonderen Anforderungen an, welche an die eine bestimmte Stelle des Körpers einnehmenden Zellen gestellt werden, damit sie diese oder jene Eigenschaft in einer besonderen Weise entwickeln und so dem jemaligen Zweck entsprechend besser functioniren können.

Auf botanischem Gebiete hat sich eine derartige Auffassung

der Ursachen, von welchen die histologische Differenzirung der Zellen bestimmt wird, schon länger Bahn gebrochen, und so wird auch in der Zootomie diese physiologische Betrachtungsweise über veraltete entwicklungsgeschichtliche Glaubenssätze wohl den Sieg behaupten. Desswegen brauchen wir noch nicht dem Satze von His beizupflichten, wenn er sagt, „Sollte es sich vielmehr zeigen, dass dieselbe Anlage promiscue Bindesubstanzen, Epithelien und Muskelzellen liefert, dann müsste man überhaupt darauf verzichten, zwischen Histologie und Entwicklungsgeschichte gesetzmässige Beziehungen aufzufinden. Es würde dann nur noch ein Resignationsstandpunkt übrig bleiben, wie ihn ja in der That einige Embryologen der Gegenwart (Goette, Kölliker und die Gebr. Hertwig) einnehmen.“ (pag. 70.)

Als einen weiteren strittigen Punkt führte ich oben das Endothel auf, eine Gewebskategorie, welche His in seinem Programm über Häute und Höhlen des Körpers aufgestellt hat. Den Endothelbegriff als solchen nehme ich an und halte es nicht für unzweckmässig, dass man Zellenmembranen, die sich in Spalträumen des Mesenchyms durch Abplattung und regelmässige Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen zum Zweck der Oberflächenbegrenzung entwickeln, besonders benennt, wenn auch in formaler Hinsicht, d. h. in Bezug auf äusserliche histologische Charactere Endothelmembranen von vielen Epithelmembranen nicht zu unterscheiden sind. Desgleichen erscheint es mir ganz nutzbringend, wenn man dem Begriff Epithel eine prägnantere Bedeutung dadurch verleiht, dass man bei der histologischen Definition auch noch genetische Gesichtspunkte mit einwirken lässt. Alsdann aber kann ich nur auf die Zellenauskleidung des Lymph- und Blutgefässsystems, der Schleimbeutel, der Sehnenscheiden und der Gelenke, da sie allein Hohlraumbildungen im Mesenchym sind, den Namen Endothel anwenden, dagegen muss ich bei der Brust- und Bauchhöhle der Wirbelthiere, in so fern sie als Enterocoele zu betrachten sind, von einem Pleuroperitonealepithel reden.

In derselben Weise urtheilt Kölliker, wenn er in seiner schon mehrfach angeführten Schrift: Zur Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens sagt: „Im Gegensatze zu diesen Lücken, welche ächte Leibeshöhlen darstellen und von einem Zellenbelege ausgekleidet sind, der zu den ächten Epithelien gezählt werden muss, stehen alle anderen Spalten im Mesoderm, die Bindegewebsspalten oder Pseudocoelome genannt werden können. Die grösseren und wichtigeren unter denselben sind die Gefässe, die

Gelenkkapseln, die grossen Lücken in den bindegewebigen Hüllen des Nervensystems. Ihre Auskleidung besteht aus Bindesubstanzzellen und kann den Namen Endothel behalten.“ (pag. 46.)

Anders stellt sich His zu dieser Frage: Er gibt zwar zu, dass die Leibeshöhle der Vertebraten, ganz abgesehen davon, ob sie ein Urdarmdivertikel sei oder nicht, „zur Zeit ihrer primären Entwickelung eine von Epithelblättern begrenzte Spalte“ sei oder dass sie „zwischen zwei Platten archiblastischer Zellen liege“; gleichwohl lässt er sie später wie die im Mesenchym entstandenen Hohlräume von einem Endothel überzogen sein. Um diese Benennung rechtfertigen zu können, macht er wieder eine Hypothese, die mir nicht minder gewagt erscheint, als seine Hypothese von der Herkunft der glatten Gefässmuskulatur. Wie hier eine archiblastische Invasion längs der Gefässendothelröhren, so muss dort eine parablastische Invasion aushelfen. Nach der Meinung von His kommt dadurch, dass die Muskelanlagen der Leibeswand und die der Darmwand durchwachsen werden, „parablastisches Gewebe an die Begrenzungsfläche der Binnenhöhlen und kleidet als seröse Haut diese letzteren aus.“ „Dabei können einzelne Strecken der Höhle unbekleidet bleiben, bei höheren Wirbelthieren das Gebiet der Fimbrien und des Ovarium, bei niedrigeren ein längerer, durch die ganze Bauchhöhle sich erstreckender Streifen, der dann zeitweise flimmern kann. Die serösen Häute sind secundäre Bekleidungen einer ursprünglich rein archiblastisch umgrenzten Höhle“ (pag. 99).

Ich frage, mit welchem Schein von Recht kommt His zu der Hypothese, dass die Zellmembran, welche beim Embryo, wie er selbst zugibt, die Pleuroperitonealhöhle umschliesst, später durch andrängendes Bindegewebe auseinandergerissen und bis auf den Rest des Keimepithels durch eine Endothelmembran ersetzt werden soll, wie hat er beobachten können, dass die Begrenzungszellen des Embryo später durch Eindringlinge des Mesenchyms aus ihrer durch die Entwicklungsgeschichte ihnen angewiesenen Lage verdrängt worden sind? Doch His meint: „Die eben besprochene Bildungsweise seröser Flächen ist im Grunde recht leicht verständlich und auch leicht durch die Beobachtung zu controlliren. Die Gebrüder Hertwig haben dieselbe nicht gekannt und sind deshalb genöthigt gewesen, in ihrem von sonst richtigen Anschauungen ausgehenden Capitel über „das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle“ mit allerlei künstlichen Deductionen sich zu helfen.“ Daraufhin frage ich weiter, ist etwa diese Angabe von der Bil-

dungsweise seröser Flächen, welche von His als leicht durch die Beobachtung zu controlliren bezeichnet wird, eine Probe für „die wirklich exacte, nicht auf blosse Scheineindrücke hin arbeitende Forschung“, für welche His nur allzusehr die mit Maasstab und Zirkel bewaffnete Embryologie allein zu halten geneigt ist?

Doch ich will jetzt weder diese noch andere Angaben von His auf ihre „Exactheit“ prüfen. Es will mir aber scheinen, es wäre vielleicht besser, wenn His in wissenschaftlichen Arbeiten seinen für andere Forscher nun doch einmal nicht eingerichteten Gradmesser der „Exactheit“ etwas weniger zur Schau tragen wollte.

Was eine Arbeit Gutes und Richtiges enthält, wird sich auch ohne Betheuerung ihrer Exactheit unter den Forschern, wenn nicht immer gleich, doch allmälig Bahn brechen. Ueber Hypothesen werden endlich glaubwürdige Beobachtungen entscheiden. Im Hinblick auf solche und mit dem Wunsche, dass die hier abgehandelten Gegenstände auch von anderer Seite eine genaue Prüfung erfahren mögen, schliesse ich meine Untersuchung, zugleich auch mit dem offenen Eingeständniss, dass die Entwicklung der Gewebe aus den embryonalen Anlagen noch ein Feld ist, das sehr wenig bearbeitet eine um so reichere Ausbeute verspricht.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

af After.
c Coelom. Enterocoel.
c^1 Abgeschnürter Theil des Enterocoels. Höhle der Urwirbel oder Ursegmente.
ch Chorda.
d Dotterpfropf.
dh Urdarm. Darmhöhle.
dh^1 enger Theil der Darmhöhle.
dh^2 vorderer erweiterter Theil derselben. Kopfdarmhöhle.
gl Ganglionanlage.
l Urmundlippe.
ld dorsale. *ls* seitliche. *lv* ventrale Urmundlippe.
r Rinne, welche das Urmundfeld umgibt.
t Rückenrinne.
u Urmund. Blastoporus.
w Wall zwischen Urmund und Rückenrinne.
D Dotter.
Ek Ektoblast.
En Entoblast.
Enc Chordaentoblast.
End Darmentoblast.
El Entoblastlippe.
F Furchungshöhle.
H Hirnplatte.
M Medullarplatte.
Me Mesoblast.
Me^1 Viscerales Blatt des Mesoblasts.
Me^2 Parietales Blatt des Mesoblasts.
Mev Ventral vom Blastoporus gelegener Mesoblast.
N Centralnervensystem. Medullarwülste.
* Stelle, an welcher Chordaentoblast und Darmentoblast in den Mesoblast übergehen.



Taf. I.

Alle Figuren etwa 20 mal vergrössert (Zeiss A. obere Linse Oc. 1).

Fig. 1. Beginn der Gastrulabildung. Serie I. 30 Stunden nach künstlicher Befruchtung.

Fig. 2. Etwas vorgerückteres Stadium der Gastrulation. Serie I. 45 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 3. Entwickeltes Gastrulastadium mit Blastoporus und Dotterpfropf. Serie I. 50 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 4. Entwicklung der Rückenrinne. Serie I. 60 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 5. Ei mit deutlich entwickelter Rückenrinne. Serie IV. 53 Stunden nach künstl. Befr. Vom Urmund aus gesehen.

Fig. 6. Dasselbe Ei vom Rücken aus gesehen.

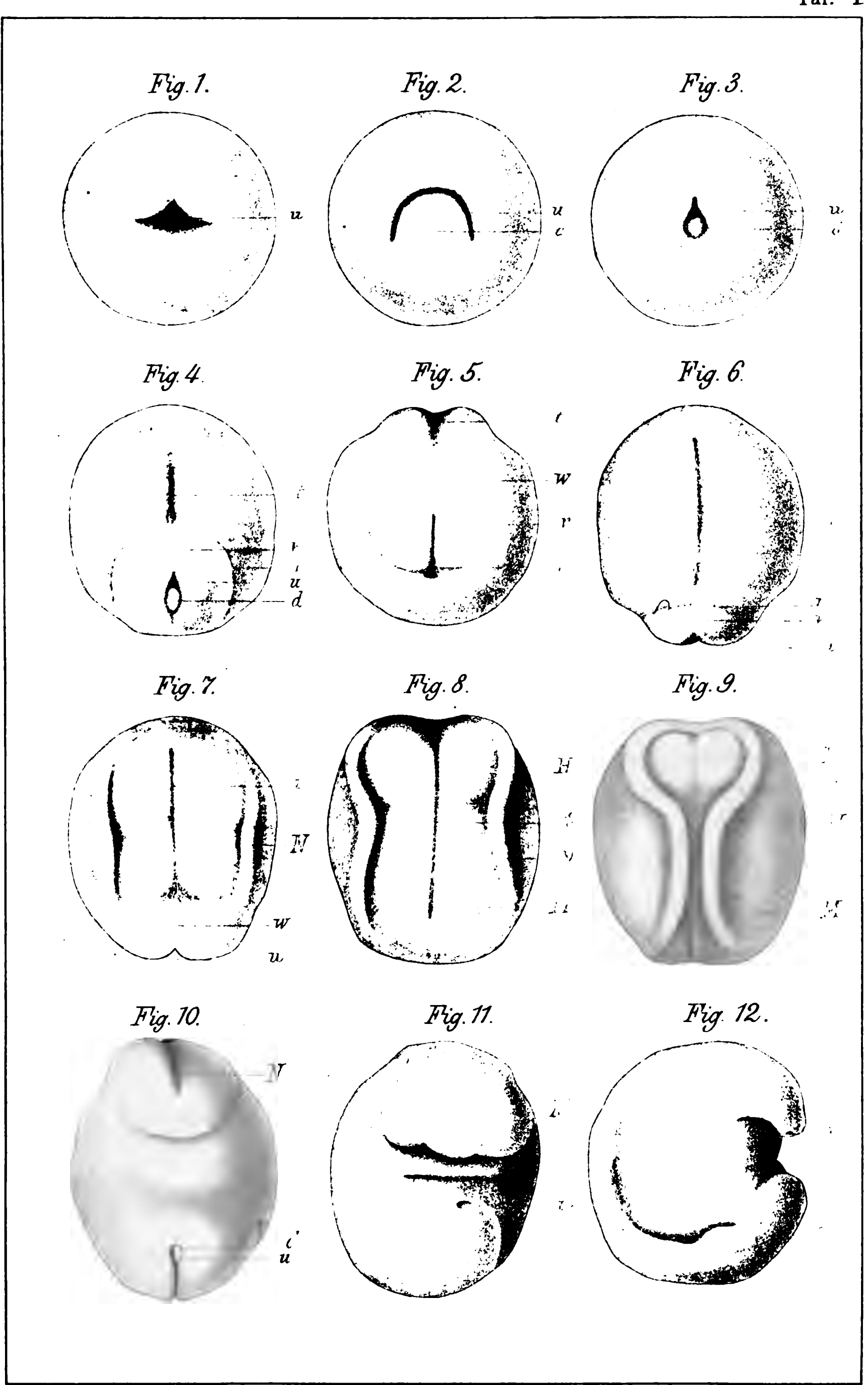
Fig. 7. Erste Anlage der Medullarwülste. Serie IV. 56 Stunden nach künstl. Befr. vom Rücken aus gesehen.

Fig. 8. Deutlich entwickelte Medullarwülste. Serie IV. 60 Stunden nach künstl. Befr.

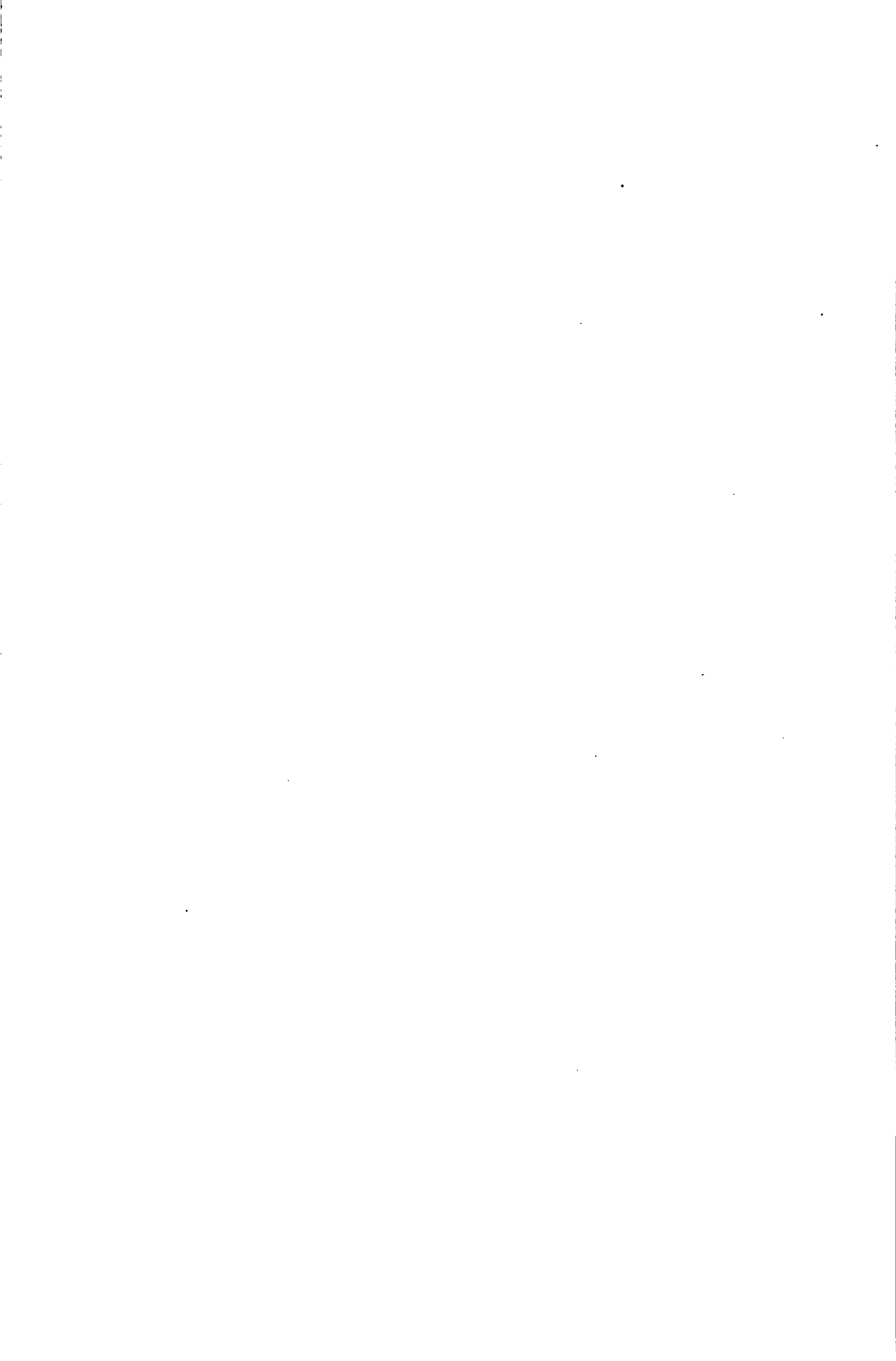
Fig. 9. Medullarwülste neigen sich mit ihren Rändern zum Rohr zusammen. Serie II. 77 Stunden nach künstl. Befr.

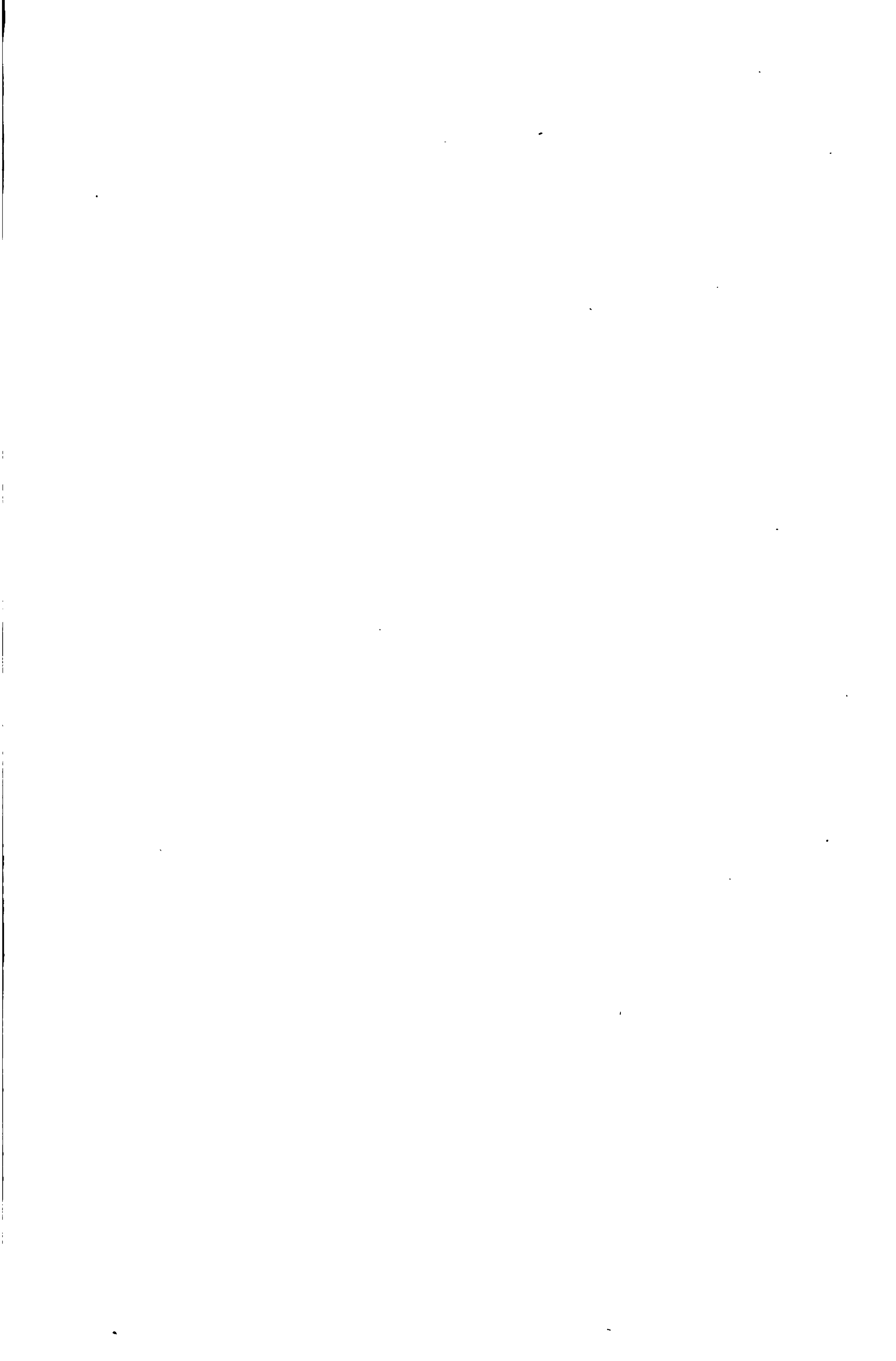
Fig. 10. Etwas weiter vorgerücktes Stadium von der Bauchfläche gesehen. Serie II. 81 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 11. Abgeschnürtes Medullarrohr. Vorderes und hinteres Ende krümmen sich einander zu. Serie III. 82 Stunden nach künstl. Befr.



O. Hertwig del. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. C. C. Müller, Jena.





Taf. II.

Die Durchschnitte sind bei 70maliger Vergrösserung (Zeiss A. Oc. 2) gezeichnet und dann etwas verkleinert.

Fig. 1. Durchschnitt durch die Blastula.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch ein Ei mit beginnender Gastrulaeinstülpung (Stadium Taf. I, Fig. 1).

Fig. 3. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weiter vorgeschrittener Gastrulaeinstülpung (Stadium Taf. I, Fig. 2).

Fig. 4. Sagittalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula, bei welcher sich bereits der Mesoblast zu bilden beginnt (Stadium Taf. I, Fig. 3—4).

Fig. 5—7. Drei Sagittalschnitte durch ein Ei mit Rückenrinne. In Fig. 5 geht der Schnitt durch die Medianebene, in Fig. 6 etwas seitlich von derselben, in Fig. 7 noch mehr seitlich (Stadium Taf. I, Fig. 5—6).

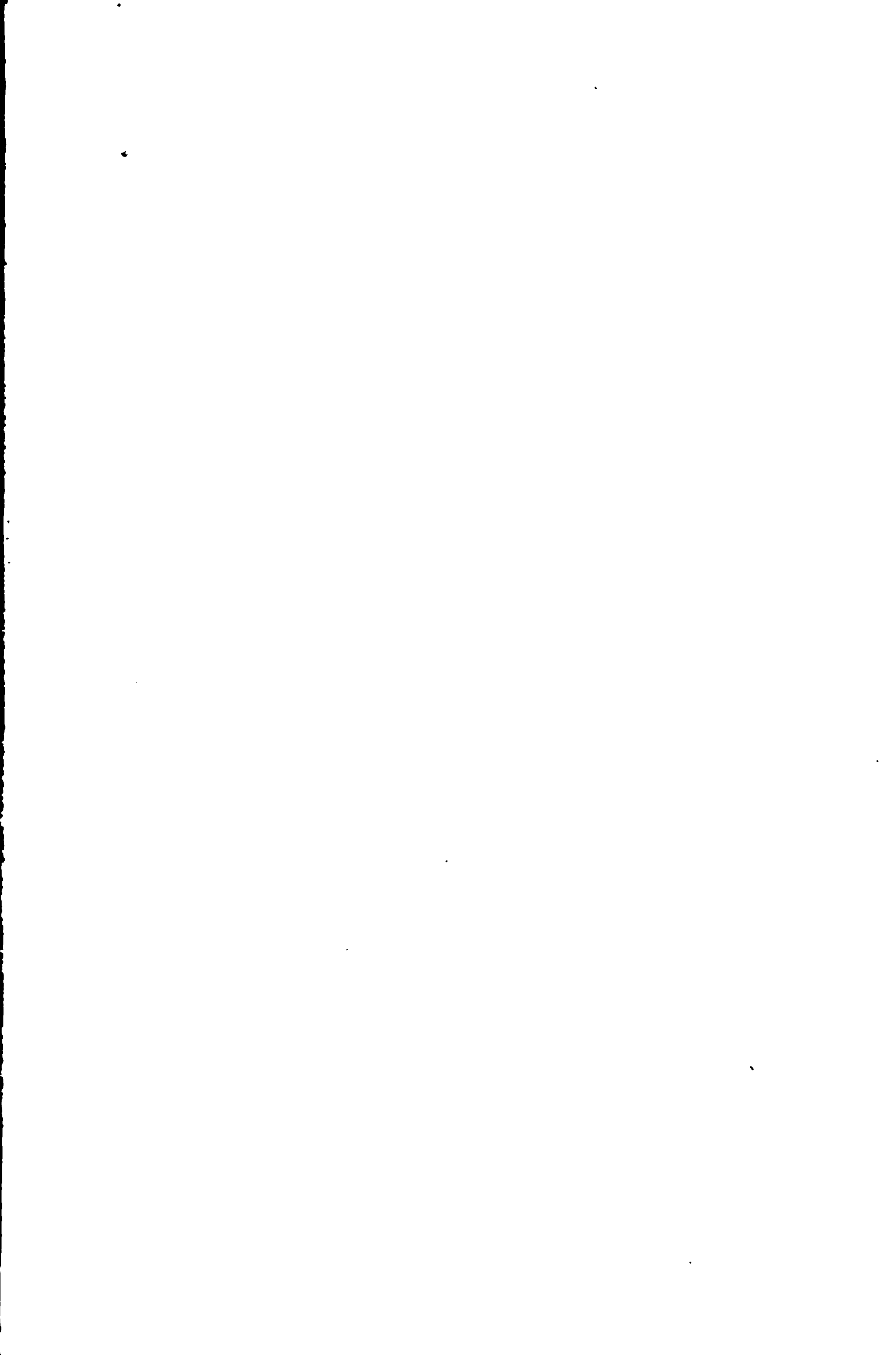
Fig. 8. Frontalschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen (Stadium Taf. I, Fig. 7—8).

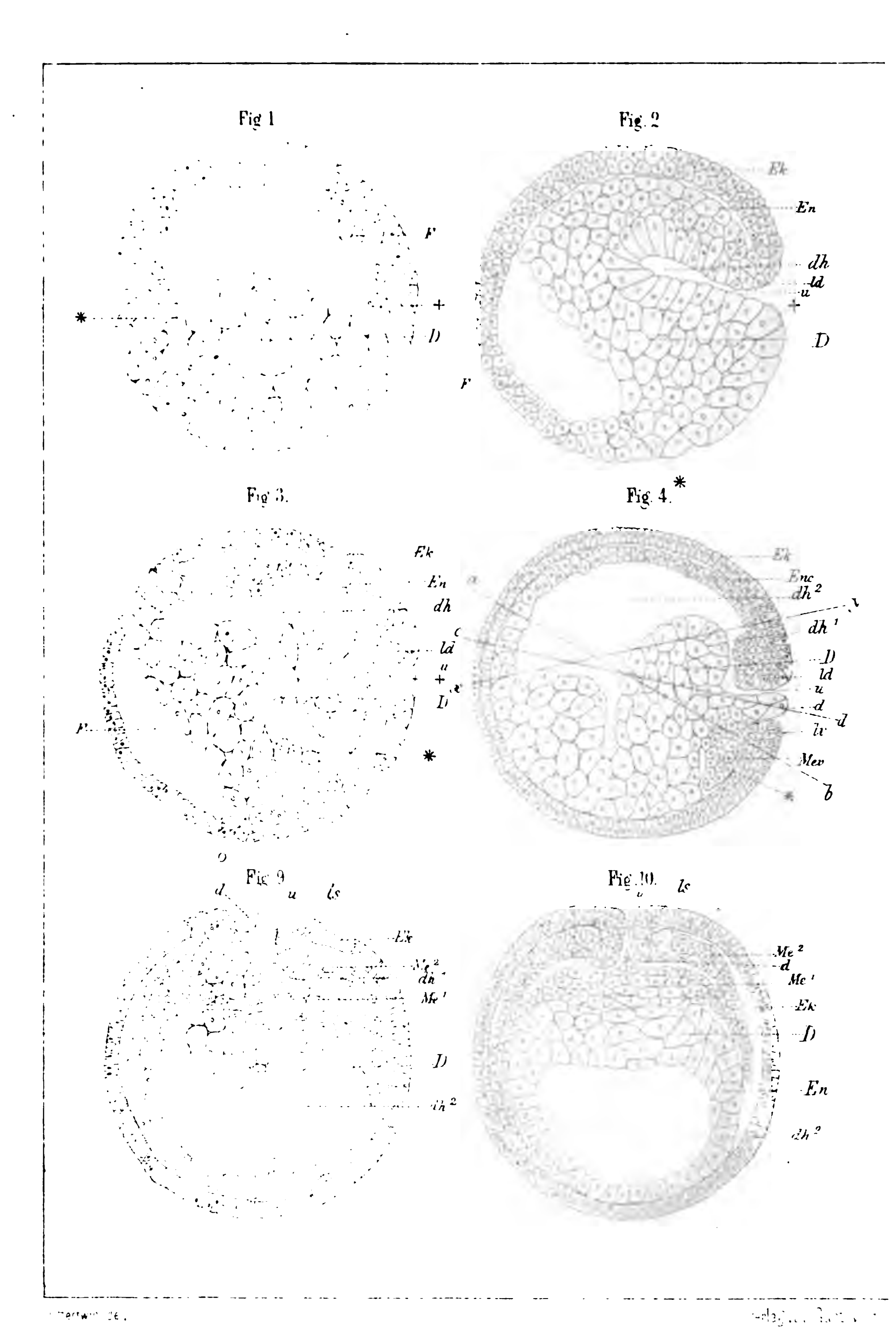
Fig. 9. Frontalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula, bei welcher sich der Mesoblast bereits zu bilden beginnt (Pendant zu Fig. 4, Stadium Taf. I, Fig 3—4).

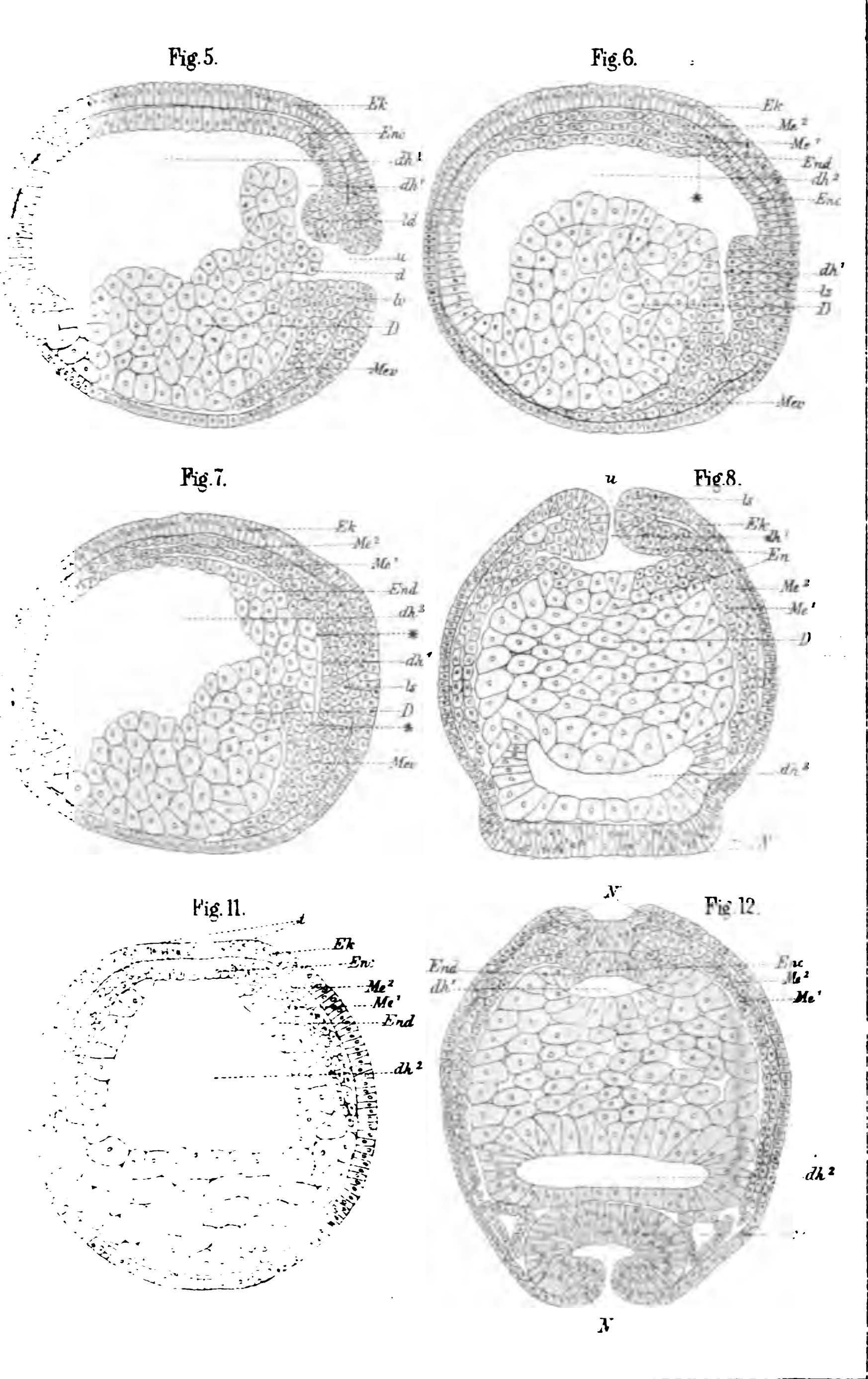
Fig. 10. Frontalschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne (Stadium Taf. I, Fig. 5 u. 6).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Ei mit schwach ausgeprägter Rückenrinne (Stadium Taf. I, Fig. 4).

Fig. 12. Frontalschnitt durch ein Ei mit zum Rohr sich schliessenden Medullarwülsten (Stadium Taf. I, Fig. 10).



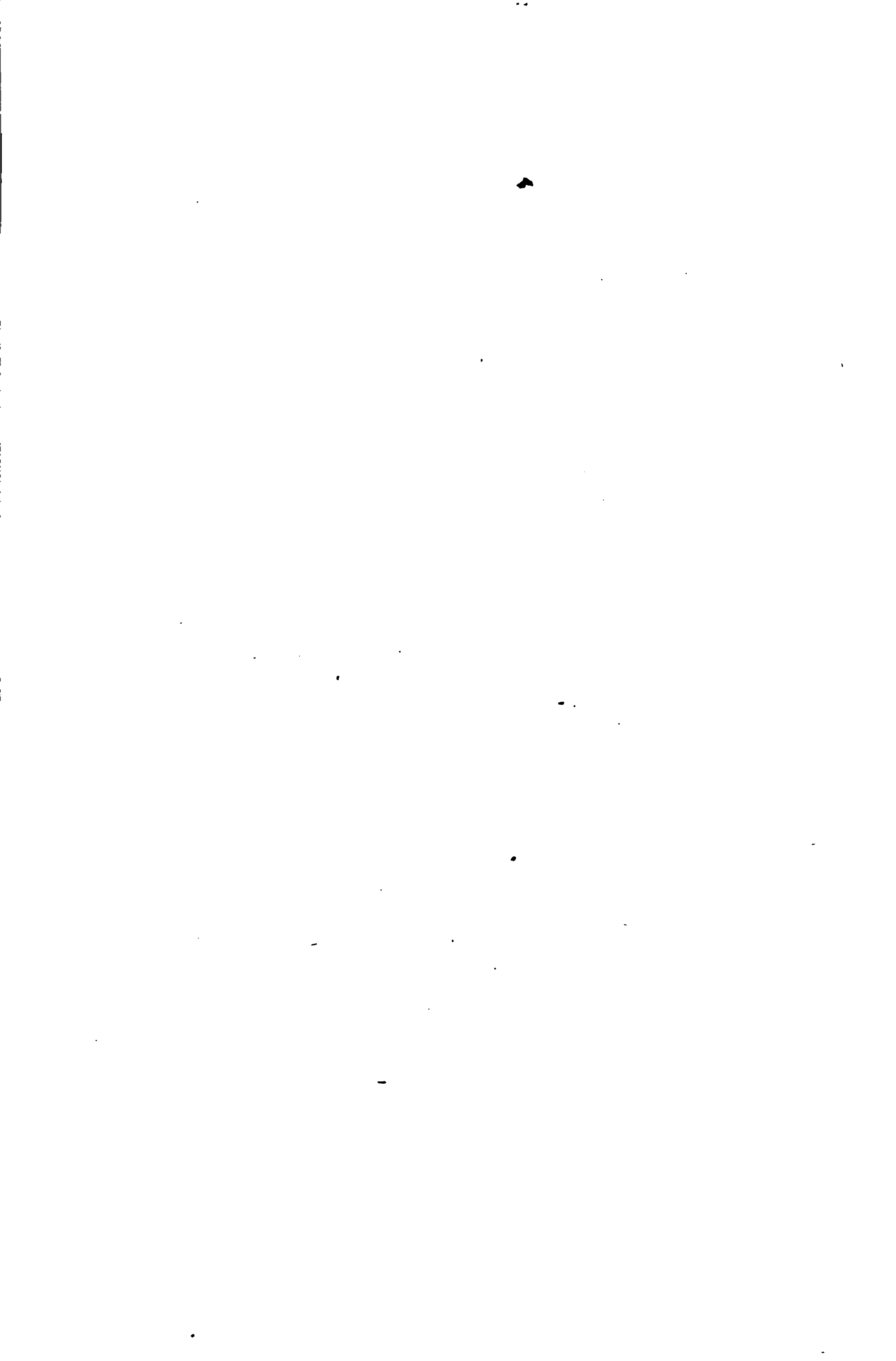

Fig 1
F
*
+
D
F
Fig. 2
Ek
En
dh
ld
u
+
D
Fig 3.
Ek
En
dh
ld
u
+
D
F
*
Fig. 4.
*
Ek
Enc
dh²
dh¹
D
ld
u
d
d
lv
Mev
b
Fig 9
d
u
ls
Ek
Me²
dh
Me¹
D
dh²
Fig 10.
ls
Me²
d
Me¹
Ek
D
En
dh²


Fig. 5.
Ek
Enc
dh¹
dh'
ld
u
d
lv
D
Mev
Fig. 6.
Ek
Me²
Me¹
End
dh²
Enc
dh'
lz
D
Mev
Fig. 7.
Ek
Me²
Me'
End
dh²
dh'
lz
D
Mev
u
Fig. 8.
lz
Ek
dh¹
En
Me²
Me'
D
dh²
Fig. 11.
d
Ek
En
Me²
Me'
End
dh²
N
Fig. 12.
End
dh'
Enc
Me²
Me'
dh²
N









Taf. III.

Alle Figuren sind bei 80facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Querschnitt durch die Rückenrinne (Stadium Taf. I, Fig. 5—6).

Fig. 2. Querschnitt durch dasselbe Stadium. Die Zellenschichten haben sich beim Schneiden etwas von einander abgelöst.

Fig. 3—6. Vier Querschnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen (Stadium Taf. I, Fig. 7). Die Schnitte illustriren die Entwicklung der Chorda aus dem Chordaentoblast und die Abschnürung der beiden Mesoblaststreifen.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluss nahe ist. Chordabildung vollendet. Die Urwirbel beginnen sich auf dem vorliegenden Schnitt von den Coelomsäcken abzuschnüren (Stadium Taf. I, Fig. 10).

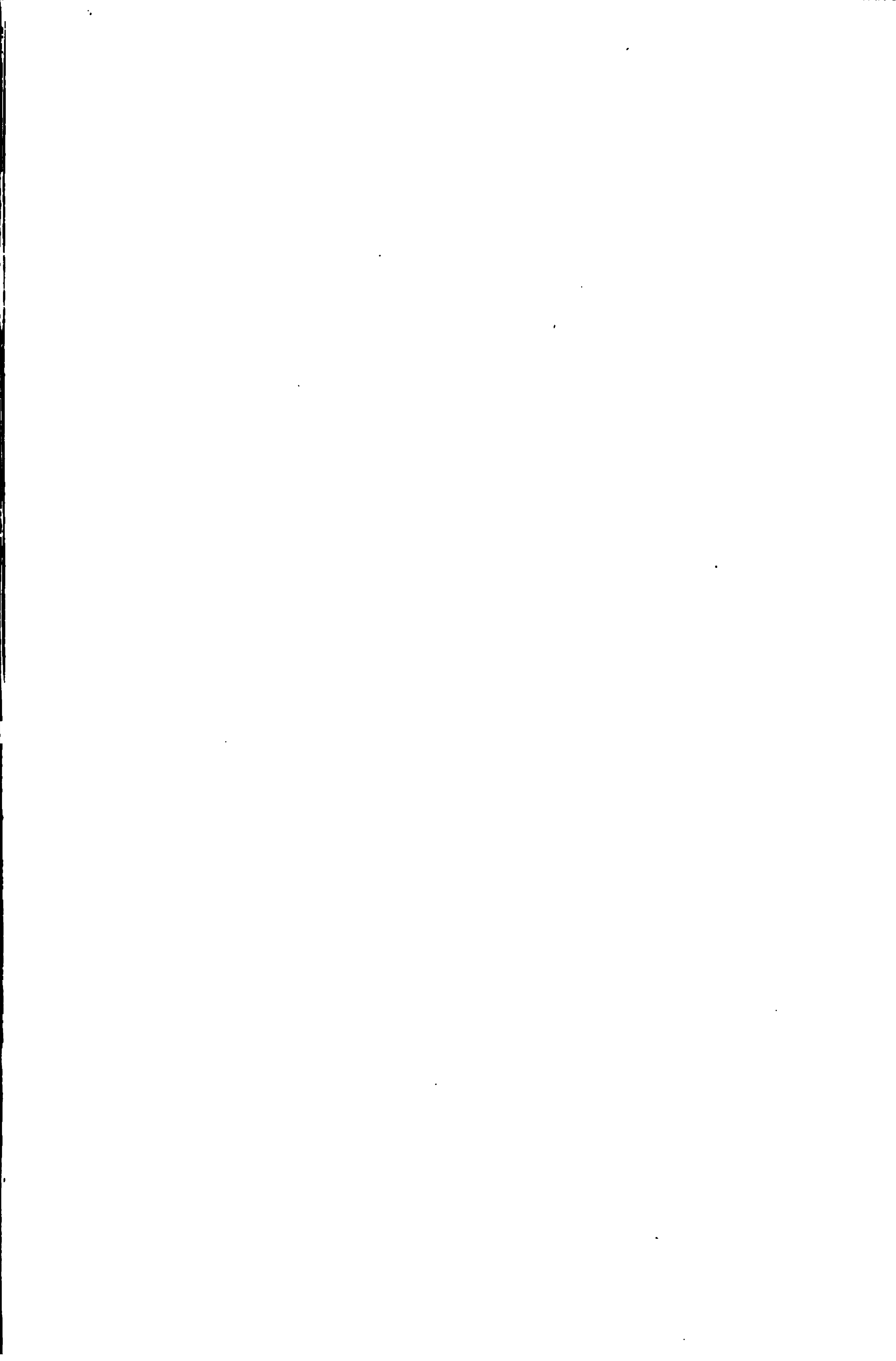
Fig. 8. Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohl entwickelten Ursegmenten.

Fig. 9. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, in welchem die Zellen der Ursegmente cylinderförmig geworden sind.

Fig. 10. Schnitt durch den Blastoporus eines Eies, dessen Medullarrinne zum Theil geschlossen ist (Stadium Taf. I, Fig. 10).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Ei mit enger Medullarfurche (Stadium Taf. I, Fig. 9). Der Schnitt hat die Gegend etwas vor dem Blastoporus getroffen.

Fig. 12. Schnitt aus derselben Schnittserie, aus welcher auch Fig. 10 ausgewählt ist. Der Schnitt hat die Gegend unmittelbar vor dem Blastoporus getroffen.









Taf. IV.

Die Figuren 1—7, 15—17 sind bei 80facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1), die Figuren 9—12 und 14 bei 50facher Vergrösserung (Zeiss A. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Schnitt durch das hintere Ende eines Eies, dessen Medullarfurche sich zu schliessen beginnt.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Urwirbel und Urwirbelplatte eines Eies, dessen Medullarfurche sich geschlossen hat.

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende eines Eies mit geschlossenem Nervenrohr.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne (Stadium Taf. I, Fig. 4).

Fig. 5. Schnitt durch das hintere Ende eines Eies, dessen Medullarfurche im Verschluss begriffen ist. Die Gegend vor dem Blastoporus ist durchschnitten (Stadium Taf. I, Fig. 9—10).

Fig. 6. Schnitt durch ein Ei, das sich am Ende des Gastrulastadiums befindet. Die Gegend vor dem Blastoporus ist getroffen (Stadium Taf. I, Fig. 3).

Fig. 7. Theil eines Querschnittes von einem Ei mit enger Medullarfurche. Abgeschnürte Chorda. Die vordere Wand eines in Bildung begriffenen Urwirbels ist getroffen.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Chorda (Fig. 14), stark vergrössert.

Fig. 9—12. Vier Schnitte durch den Blastoporus und die Gegend vor dem Blastoporus aus einer Schnittserie eines mit enger Medullarfurche versehenen Eies.

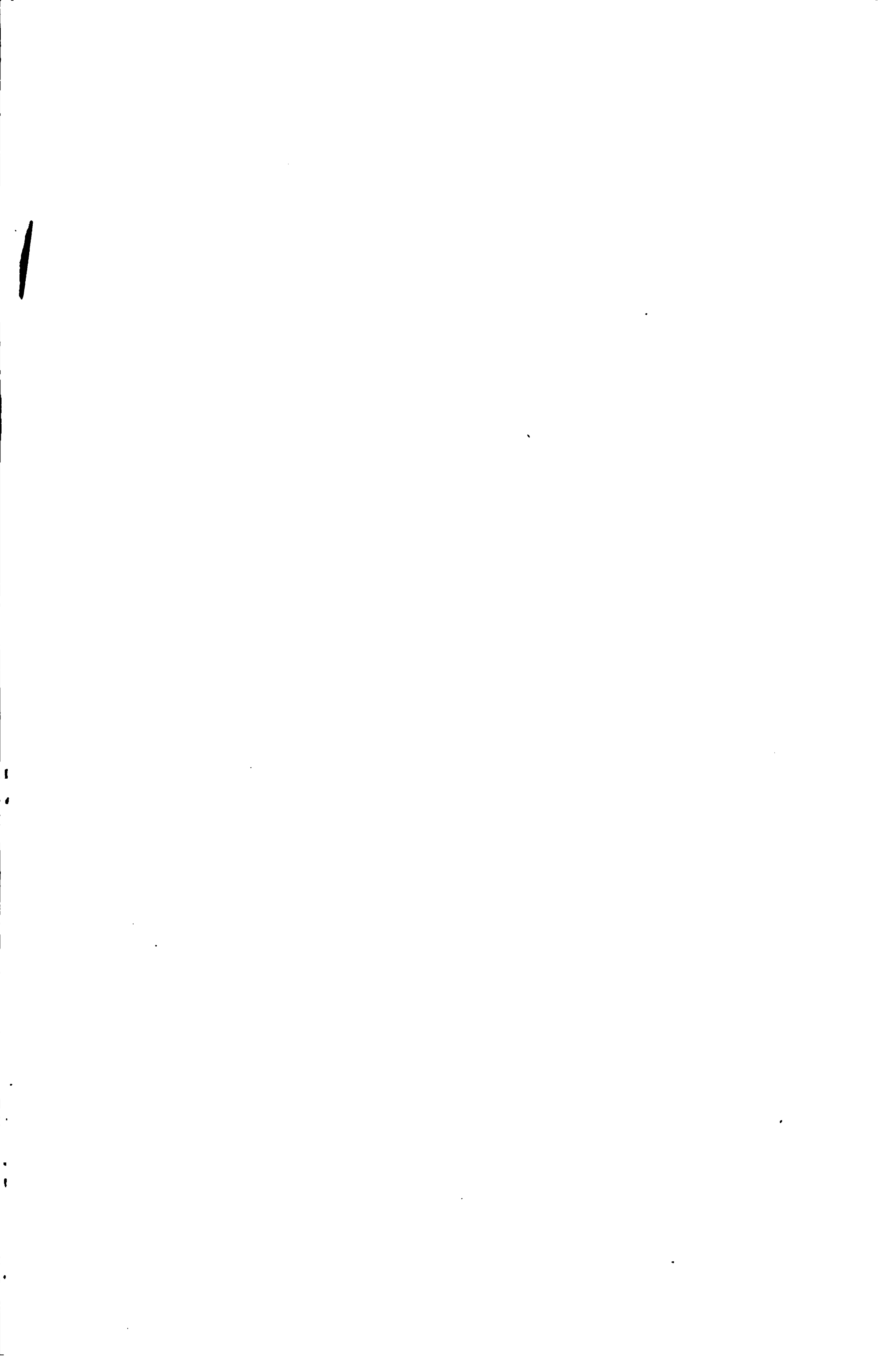
Fig. 13. Cylindrische Zellen der Urwirbel (Fig. 14), stark vergrössert.

Fig. 14. Frontalschnitt durch eine Larve mit wohl entwickelten Ursegmenten.

Fig. 15. Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Rückenrinne deutlich zu werden beginnt (Stadium Taf. I, Fig. 4). Der Schnitt geht durch den Wulst zwischen Rückenrinne und Urmund.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch ein Ei mit deutlich entwickelter Rückenrinne (Stadium Taf. I, Fig. 5 u. 6).

Fig. 17. Schnitt durch ein Ei, das sich am Ende des Gastrulastadiums befindet (Stadium Taf. I, Fig. 3). Der Schnitt hat die Gegend hinter dem Blastoporus getroffen.



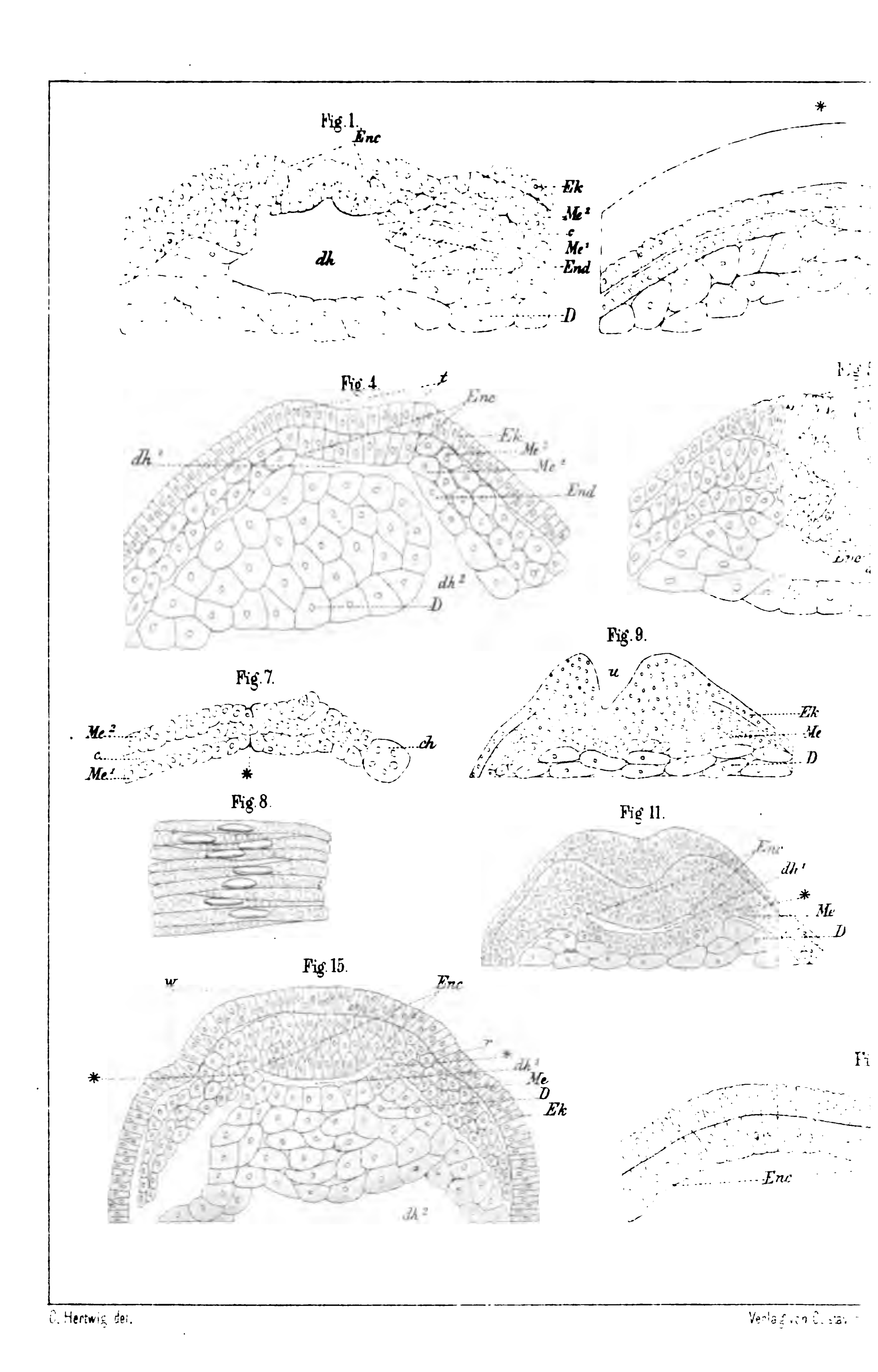
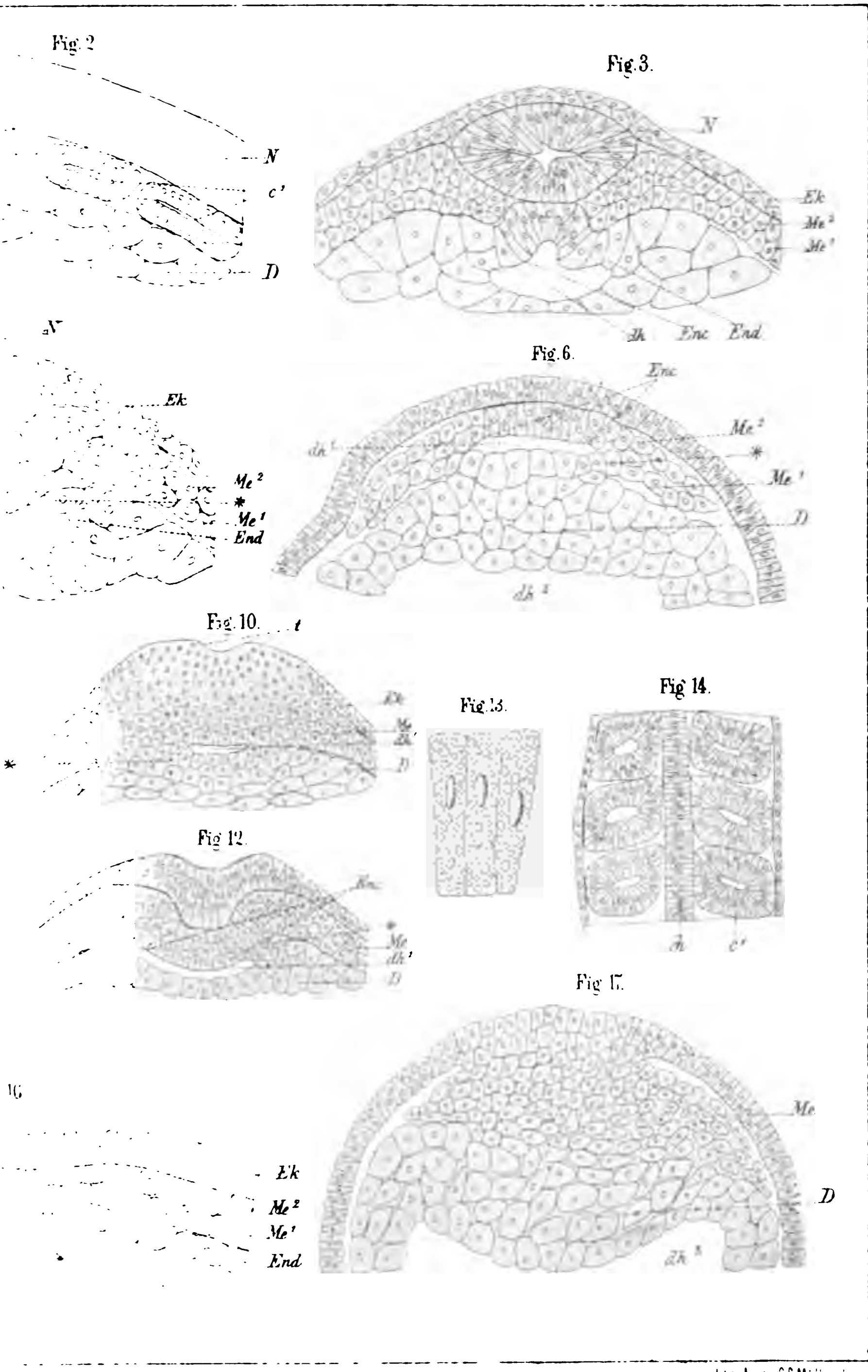
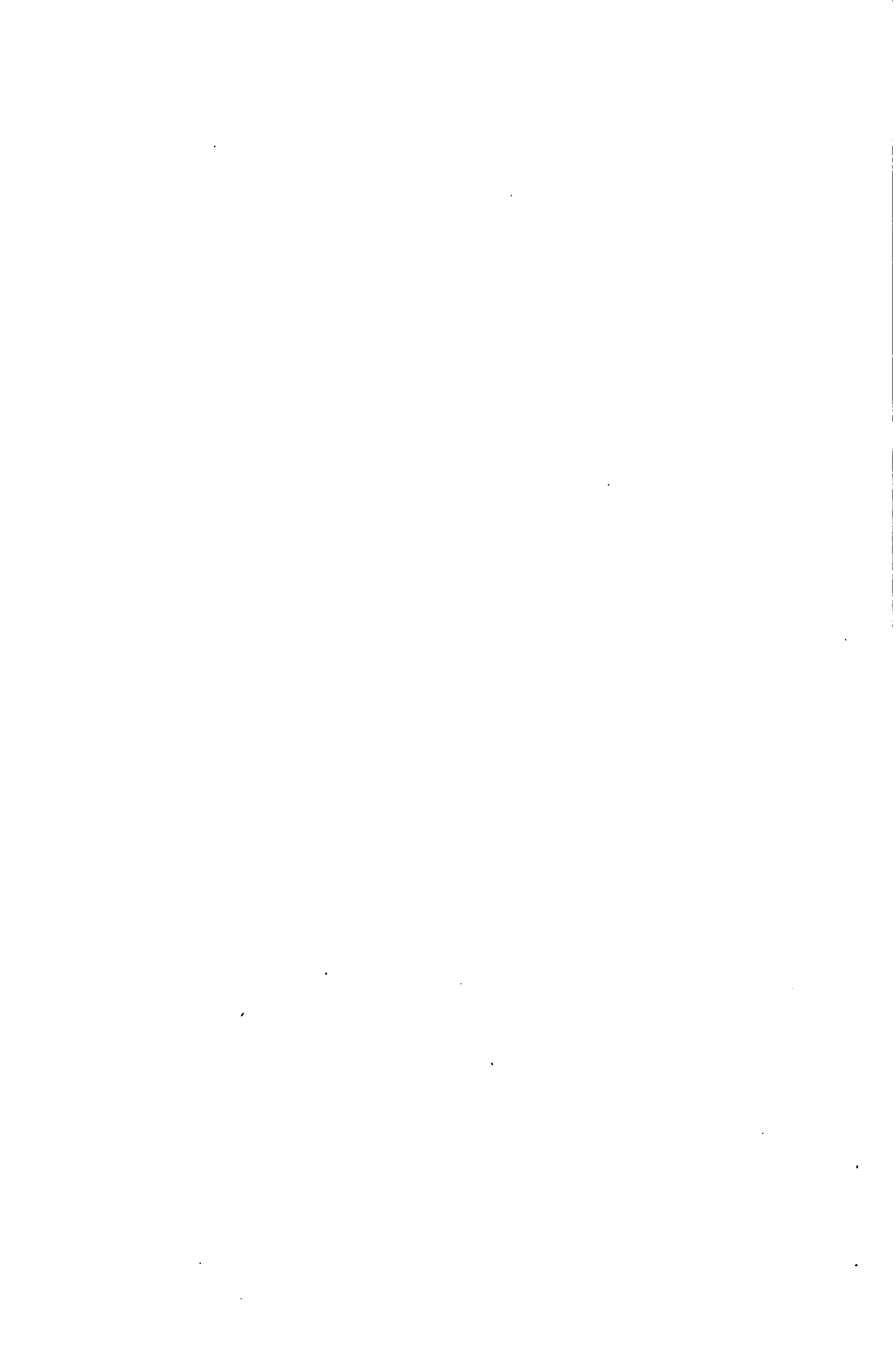
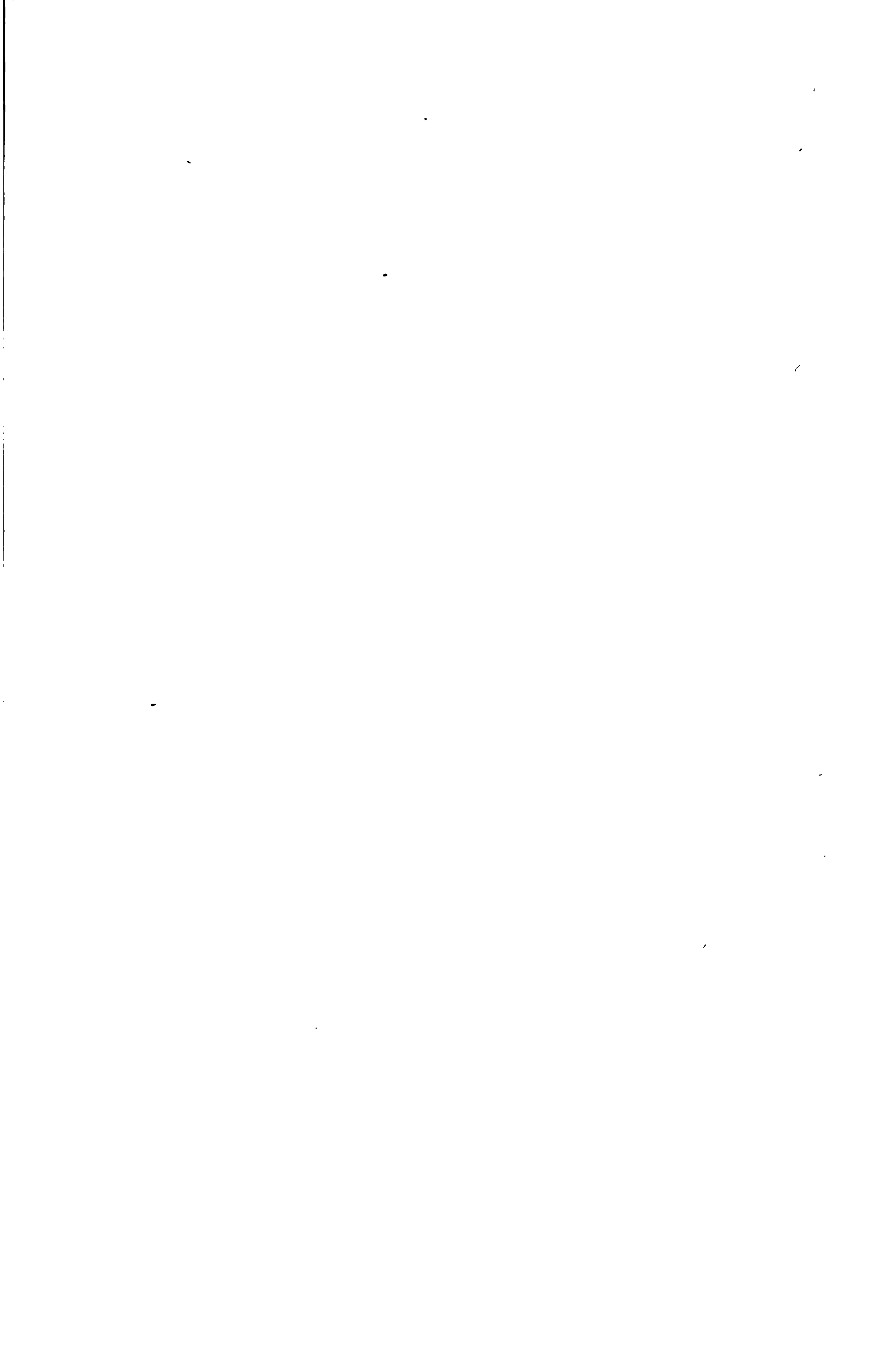


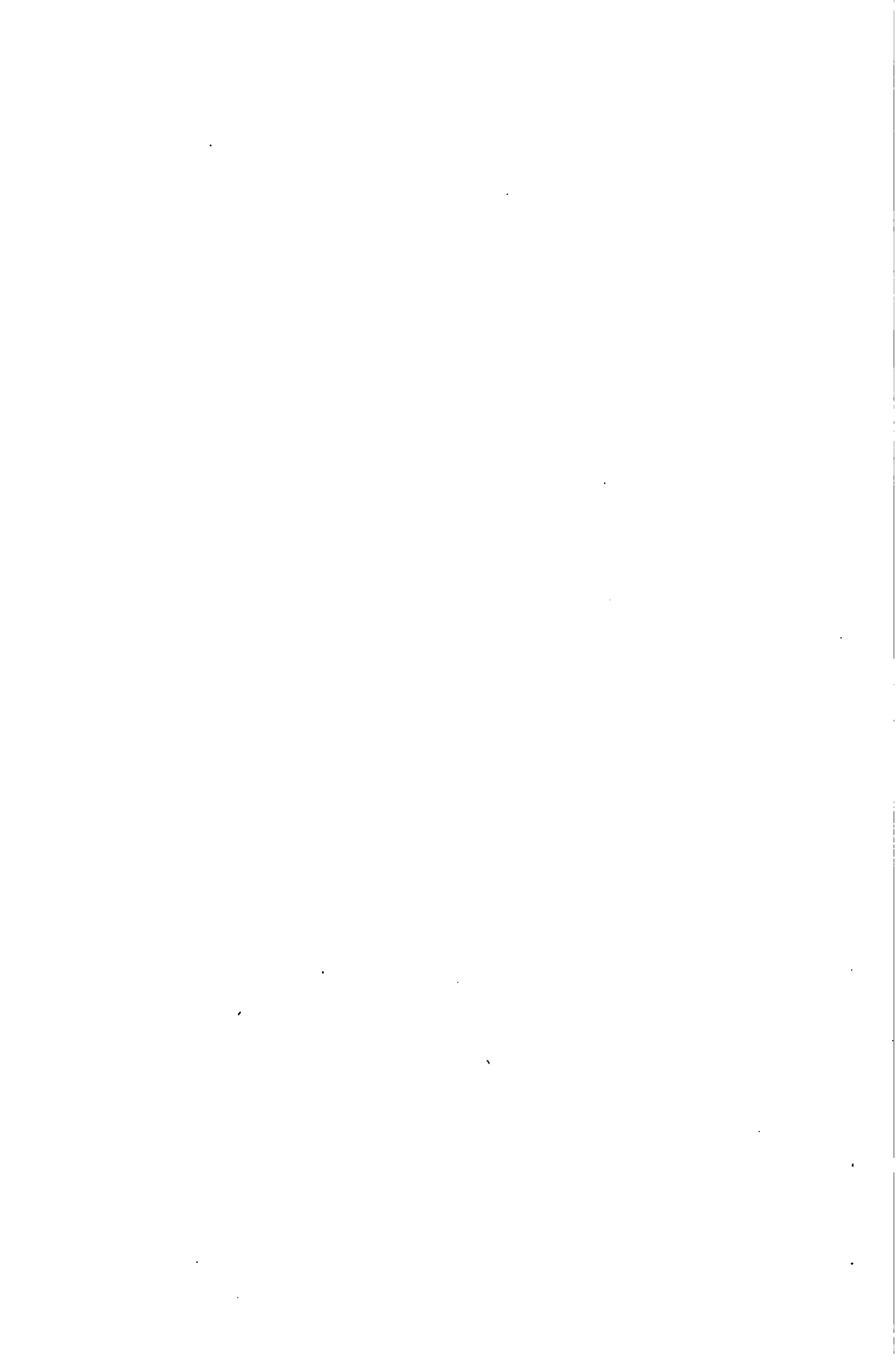
Fig. 1.
Enc
Ek
Me²
c
Me¹
End
dh
D
Fig. 4.
t
Enc
Ek
Me²
Me¹
End
dh¹
dh²
D
Fig. 9.
u
Ek
Me
D
Fig. 7.
Me²
c
Me¹
ch
Fig. 8.
Fig. 11.
Enc
dh¹
Me
D
Fig. 15.
w
Enc
r
dh¹
Me
D
Ek
dh²
Enc
O. Hertwig del.

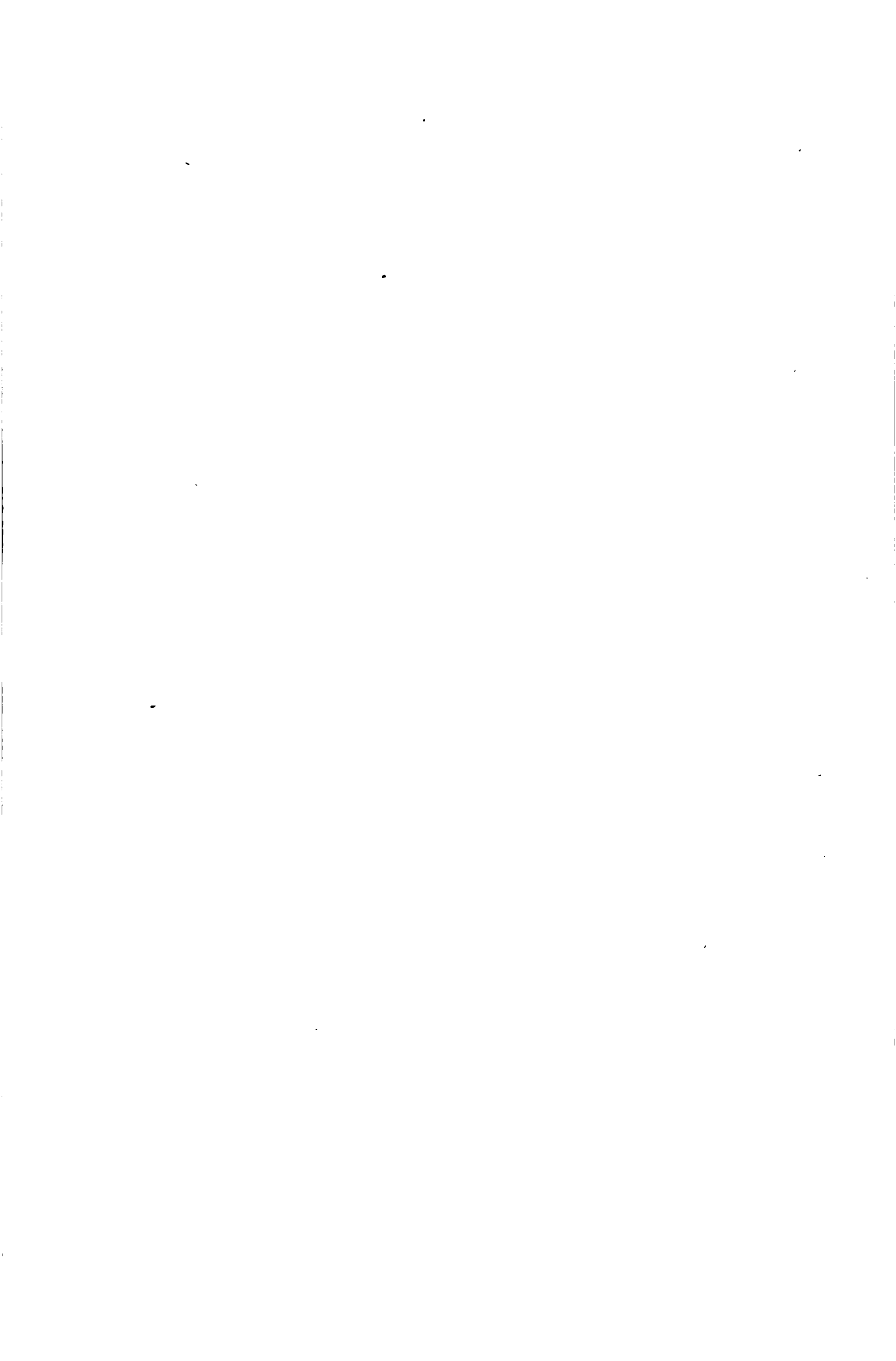


Lith Anst v G C Müller Jena









Tafel V.

Fig. 1. 2. 7. 8. 10. 11 bei 20 facher Vergrösserung (Zeiss A. obere Linse Oe. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines Froscheies, dessen Medullarwülste sich anzulegen beginnen. (Fig. 5).

Fig. 2. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines etwas weiter entwickelten Eies mit mässig ausgebildeten Medullarwülsten.

Fig. 3. Ei mit sich entwickelnder Gastrulaeinstülpung. Hufeisenförmiger Blastoporus.

Fig. 4. Ei mit weitem kreisförmigem Blastoporus.

Fig. 5. Ei mit engem Blastoporus (*u*), Rückenrinne (*t*) und eben sich entwickelnden Medullarwülsten (*N*).

Fig. 6. Ei mit spaltförmigem Blastoporus und deutlich ausgeprägter Medullarfurche.

Fig. 7. Querschnitt durch den Kopftheil eines Eies mit deutlich ausgeprägter Medullarfurche. (Fig. 6).

Fig. 8. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines Eies, dessen Medullarwülste sich zum Verschluss zusammenneigen und dessen Kopftheil sich durch eine Ringfurche abzusetzen beginnt.

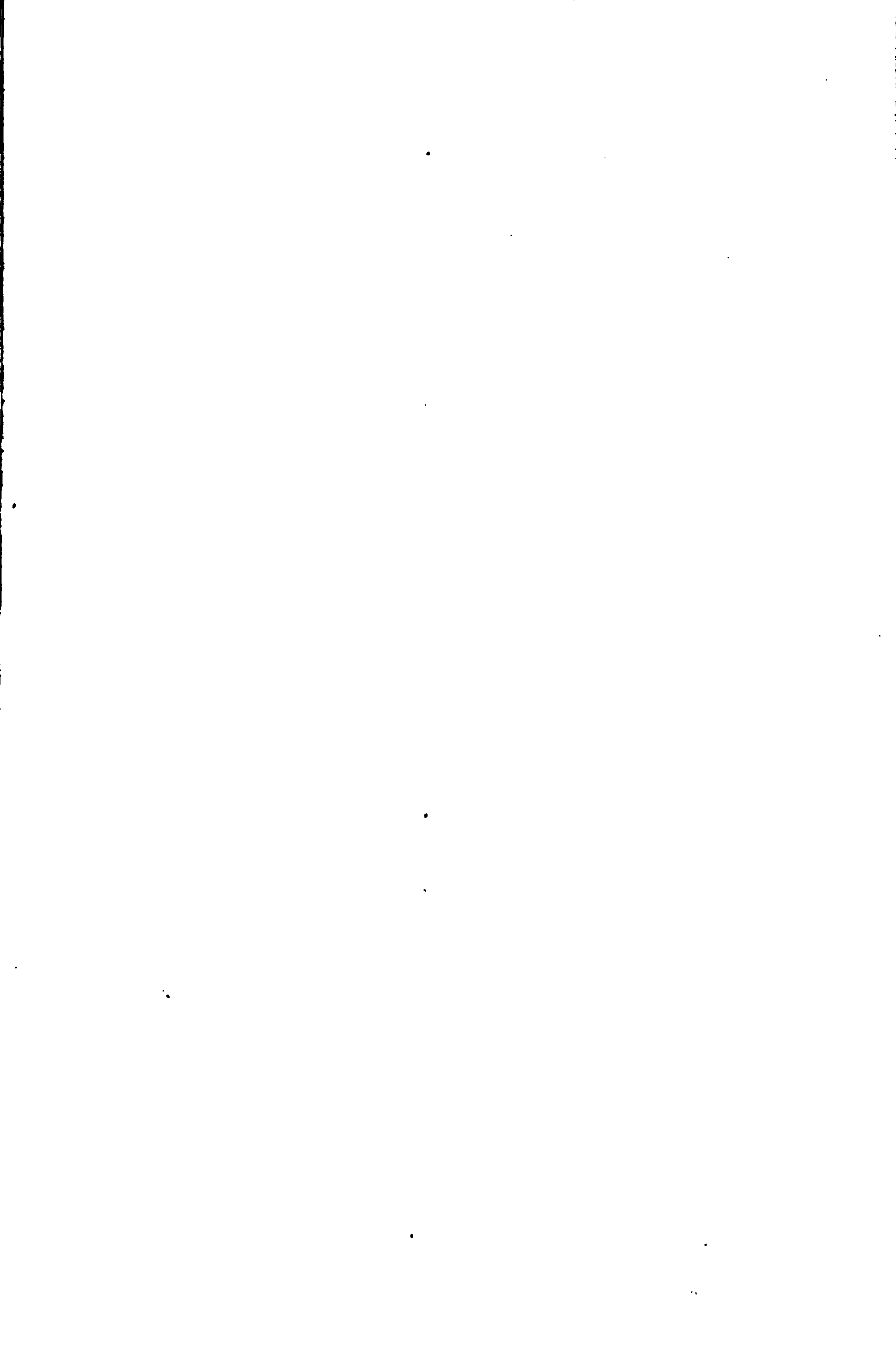
Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus. Verhältniss der Schichten an der dorsalen Urmundlippe. 80 fache Vergrösserung.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus. Derselbe fällt mit der Medianebene zusammen.

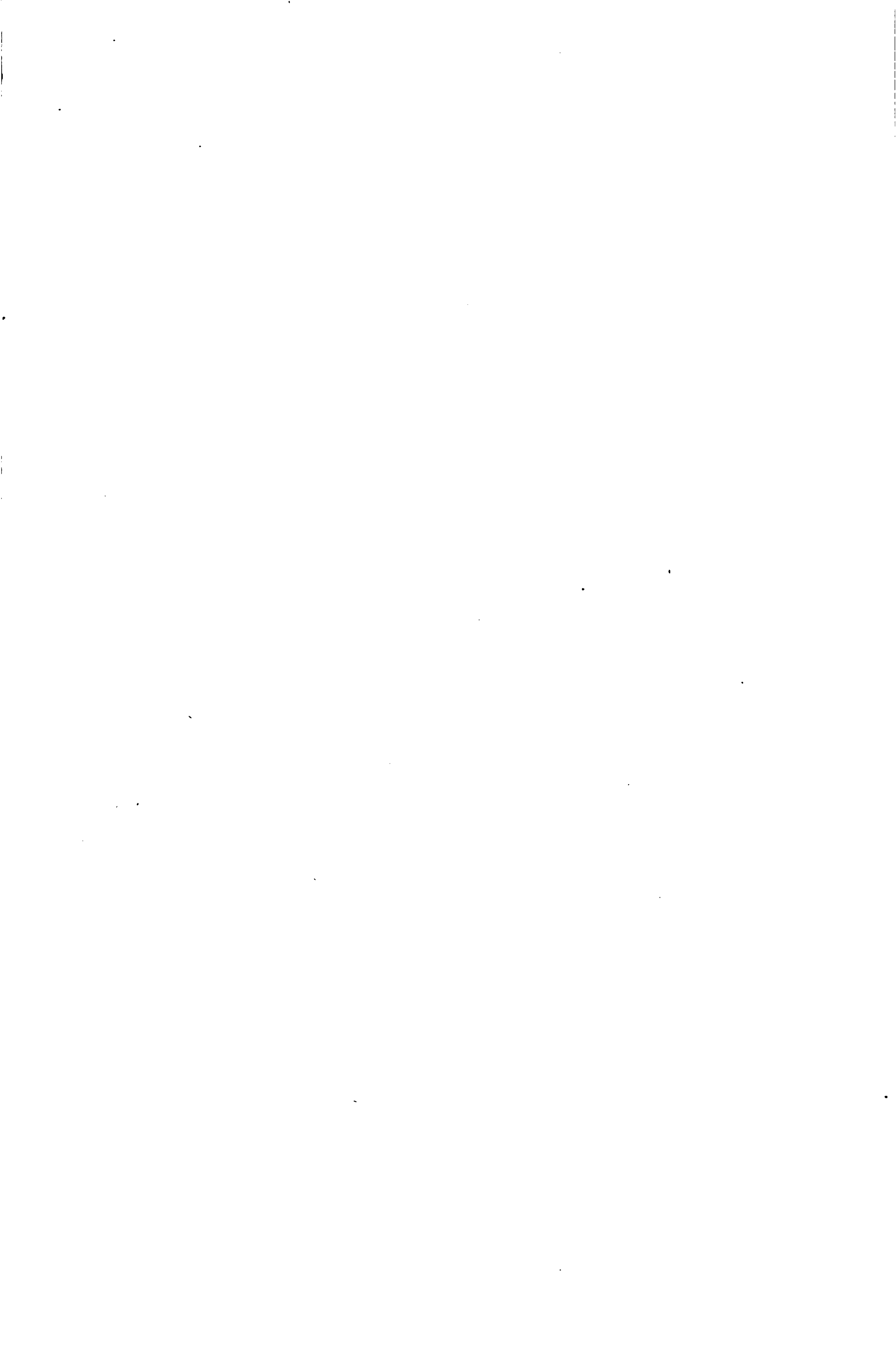
Fig. 11. Sagittalschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne. Der Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene durch das Ei hindurchgeführt.

Fig. 12—14. Querschnitte durch die Keimscheibe eines Elasmobranchiers. Copien nach Balfour. A monograph of the development of Elasmobranch fishes.

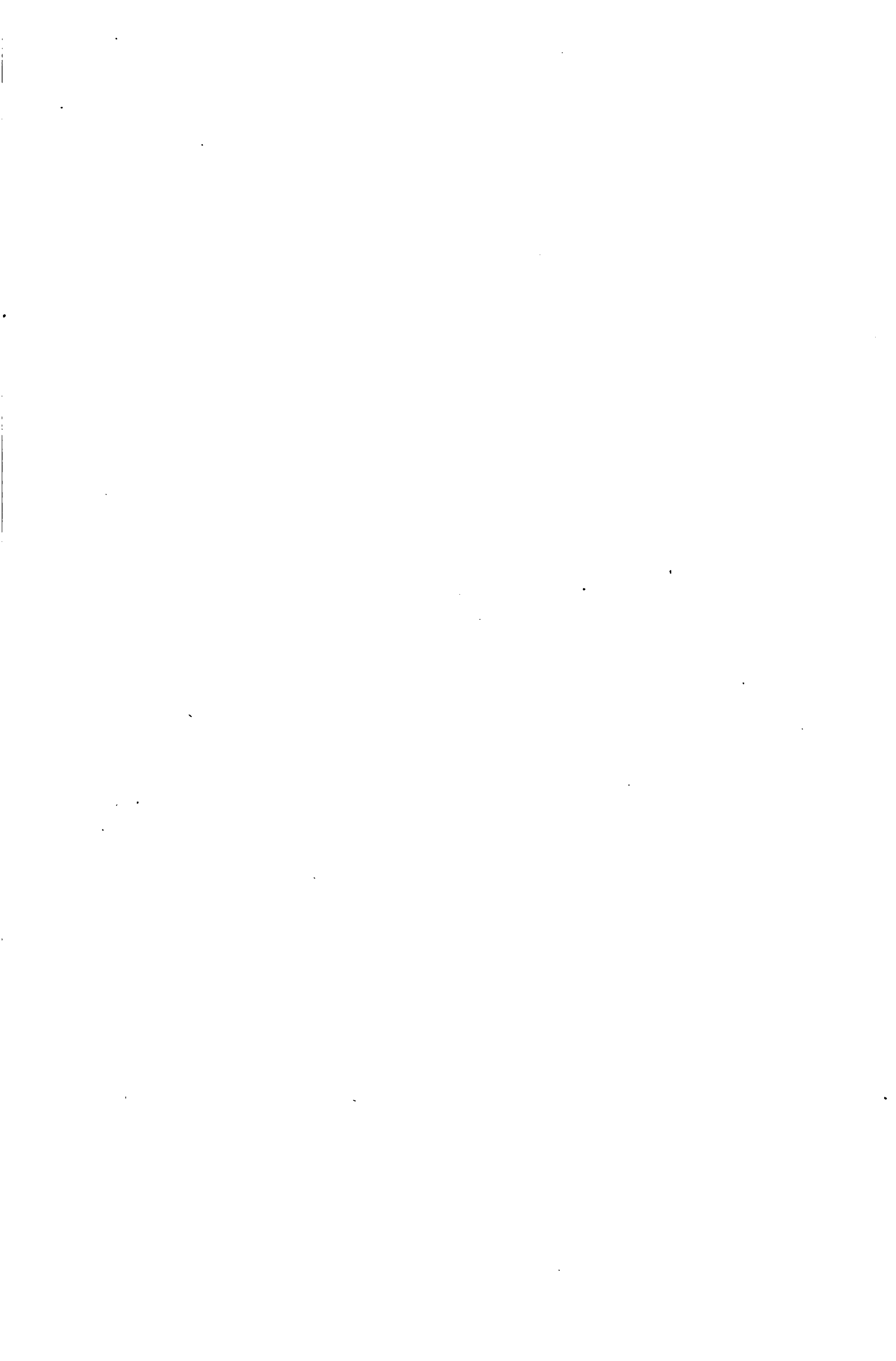
Fig. 12 = Taf. IX. Fig. 1 *b*.
Fig. 13 = Taf. IV. Fig. 8 *a*.
Fig. 14 = Taf. IX. Fig. 1 *a*.











Tafel VI.

Alle Figuren sind bei Zeiss A. Oc. 1 gezeichnet.

Fig. 1. Frontalschnitt durch ein Froschei mit sehr weitem Blastoporus.

Fig. 2. Frontalschnitt durch ein Froschei mit noch weitem Blastoporus in einiger Entfernung hinter dem letzteren.

Fig. 3. Frontalschnitt durch ein Froschei mit noch weitem Blastoporus am hintern Rand des letzteren.

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein Ei mit etwas engerem Blastoporus.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus in einiger Entfernung vor dem Blastoporus.

Fig. 6. Frontalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus in oder nahe der Medianebene des Eies.

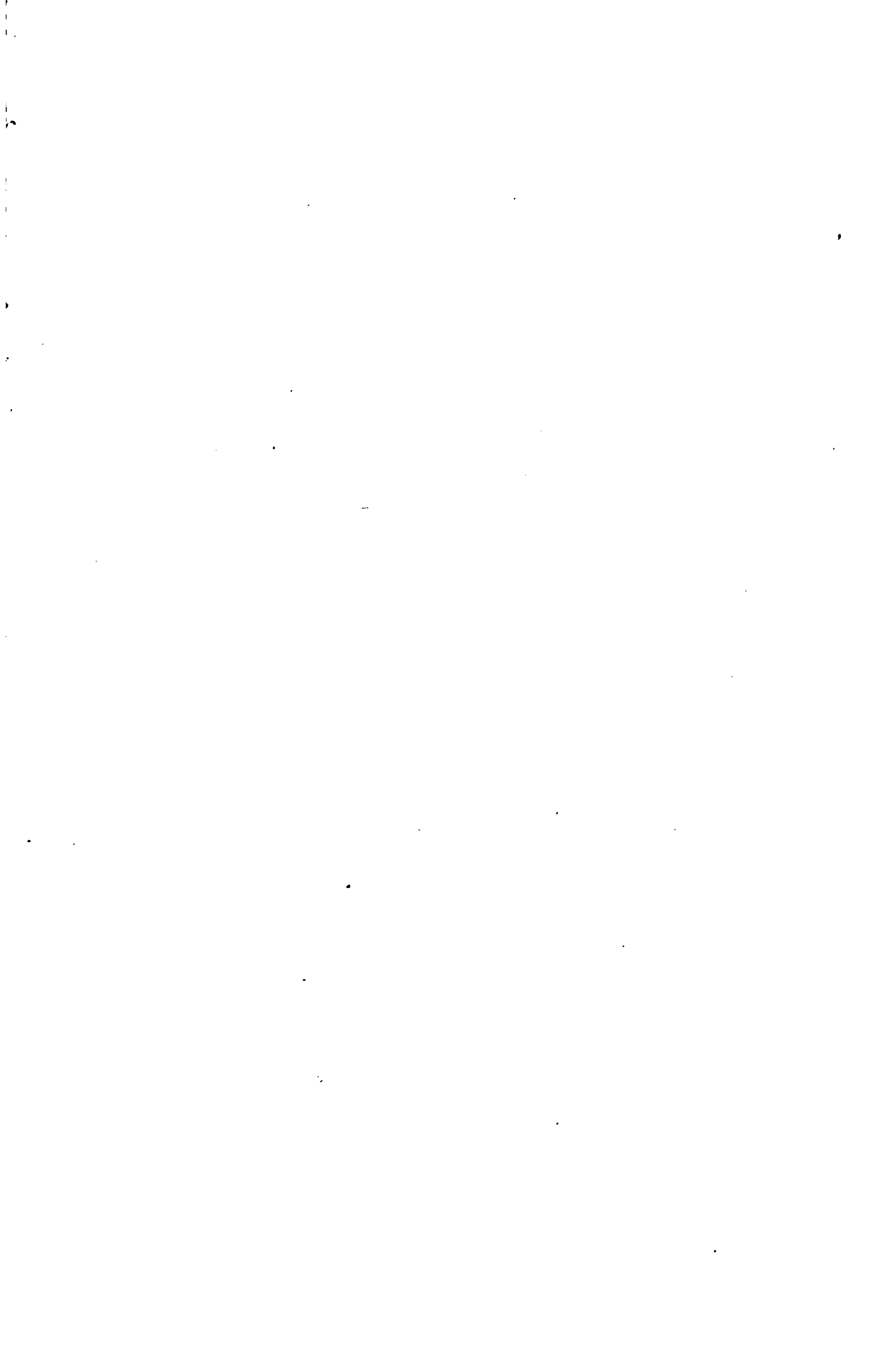
Fig. 8. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus in oder nahe der Medianebene des Eies.

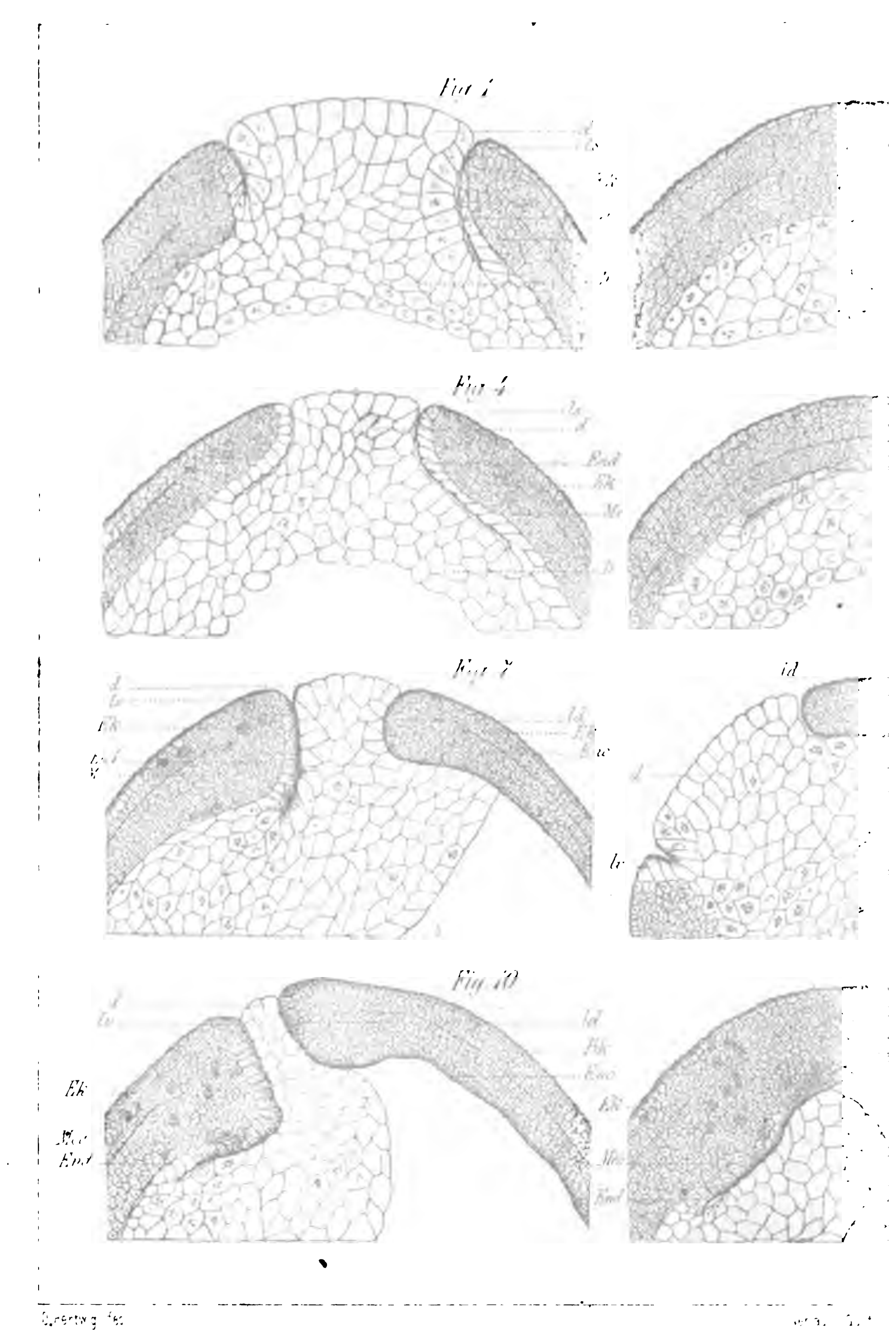
Fig. 9. Frontalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus etwas nach vorn vor letzterem.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt fällt mit der Medianebene zusammen.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene durch das Ei hindurchgeführt.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt ist noch mehr seitlich als in Figur 11 durch das Ei hindurchgeführt.




Fig. 4
Ek
Mes
End
Fig. 10
Ek
Mes
End

Taf. VI.

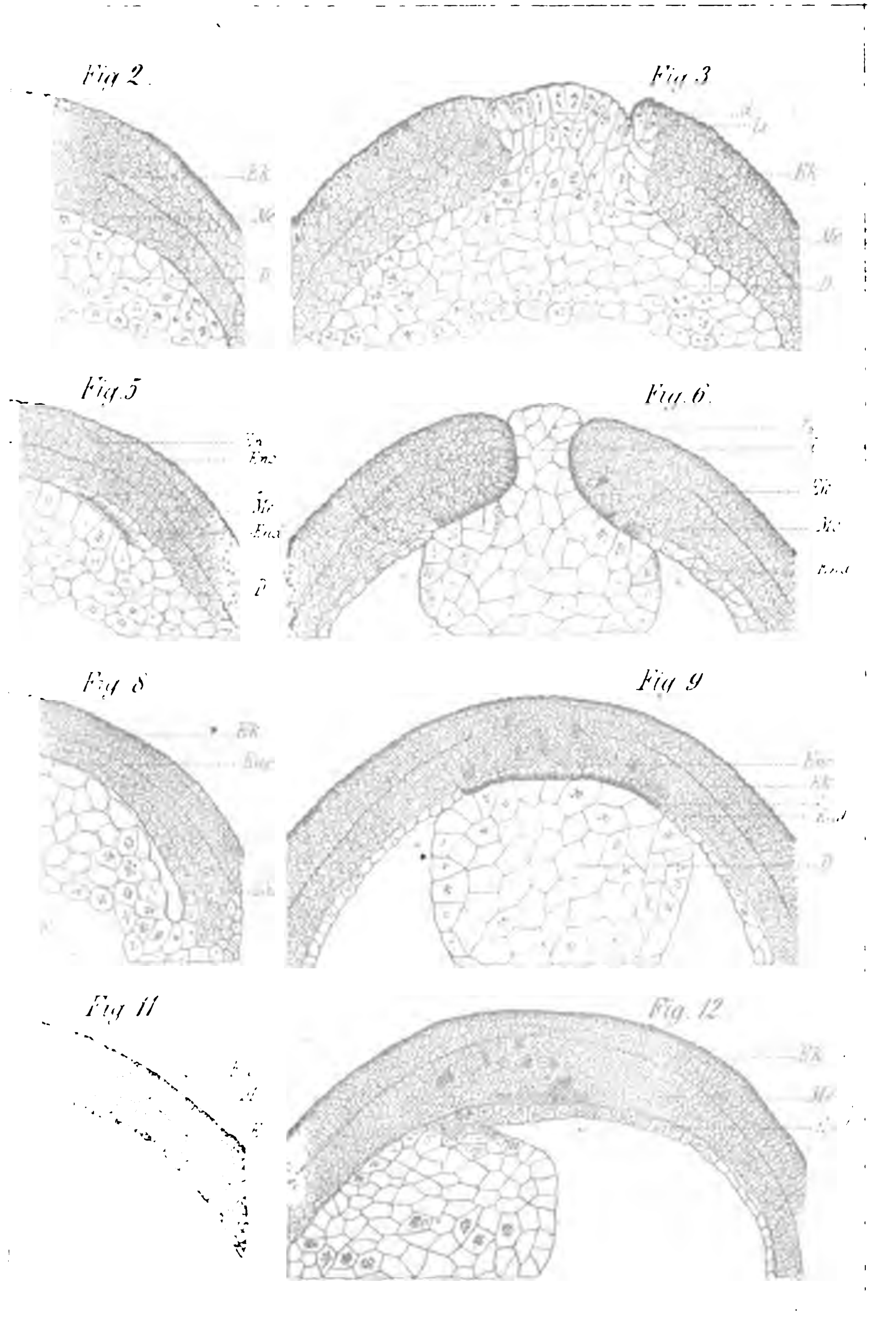
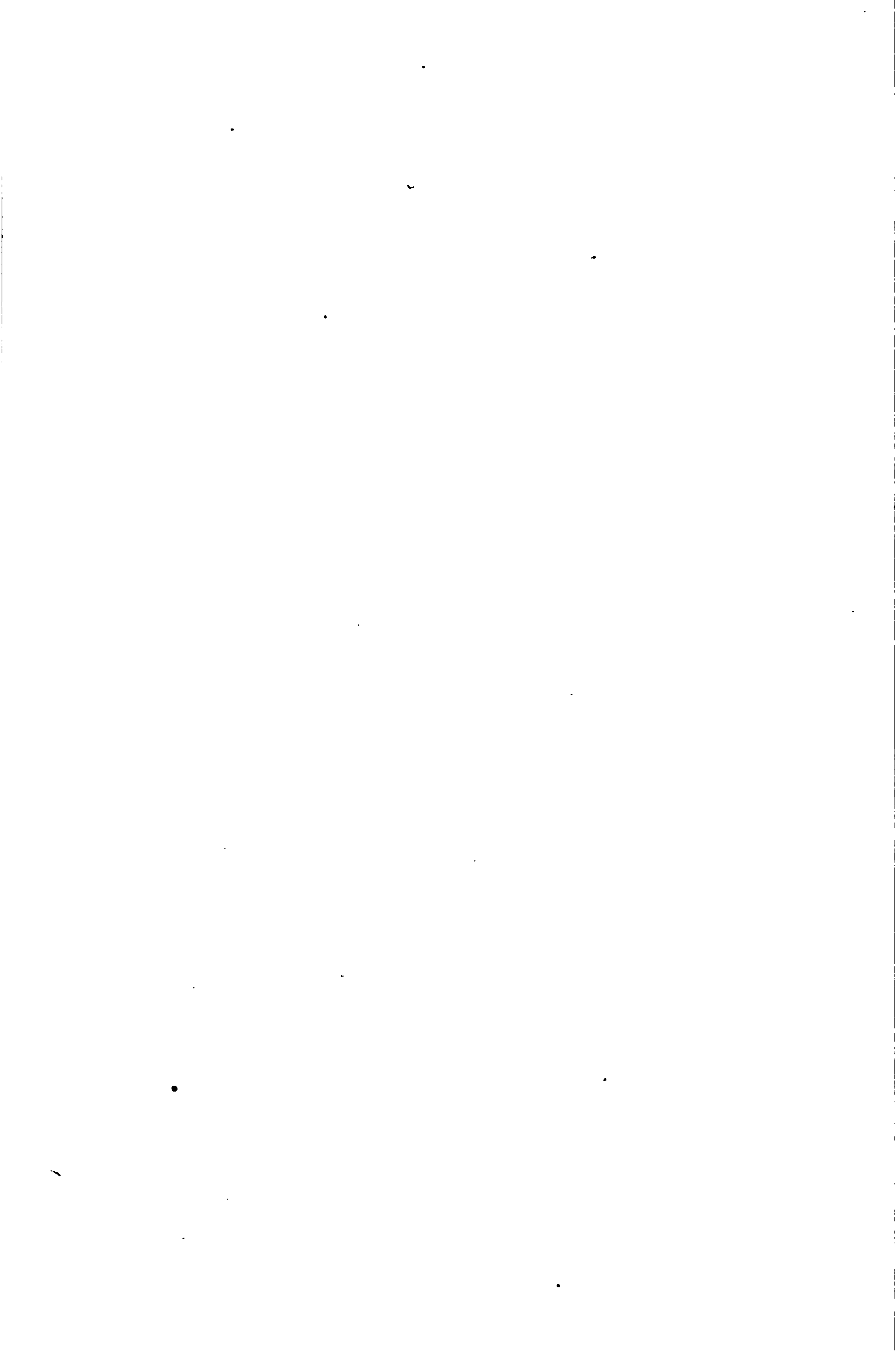
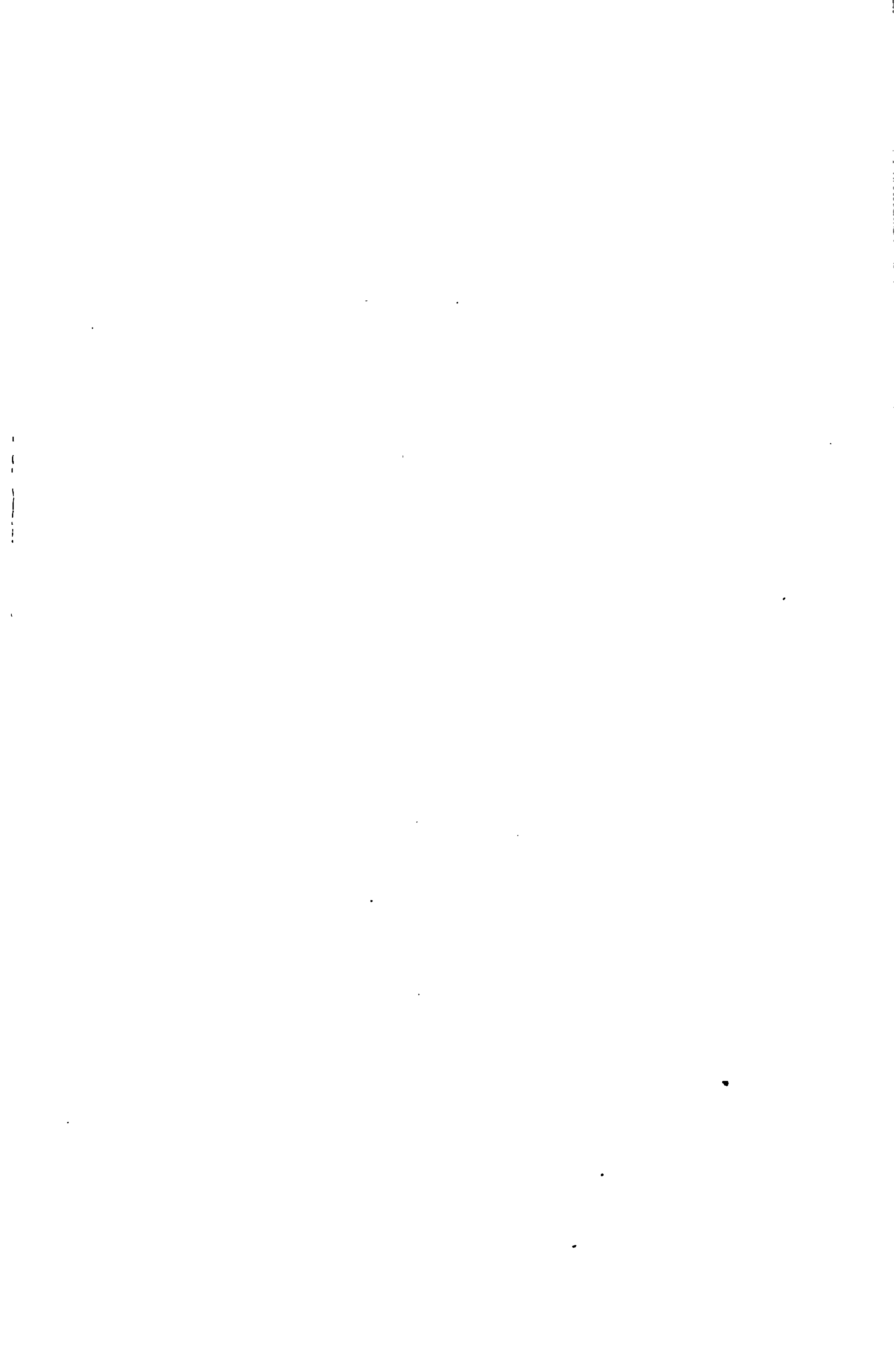
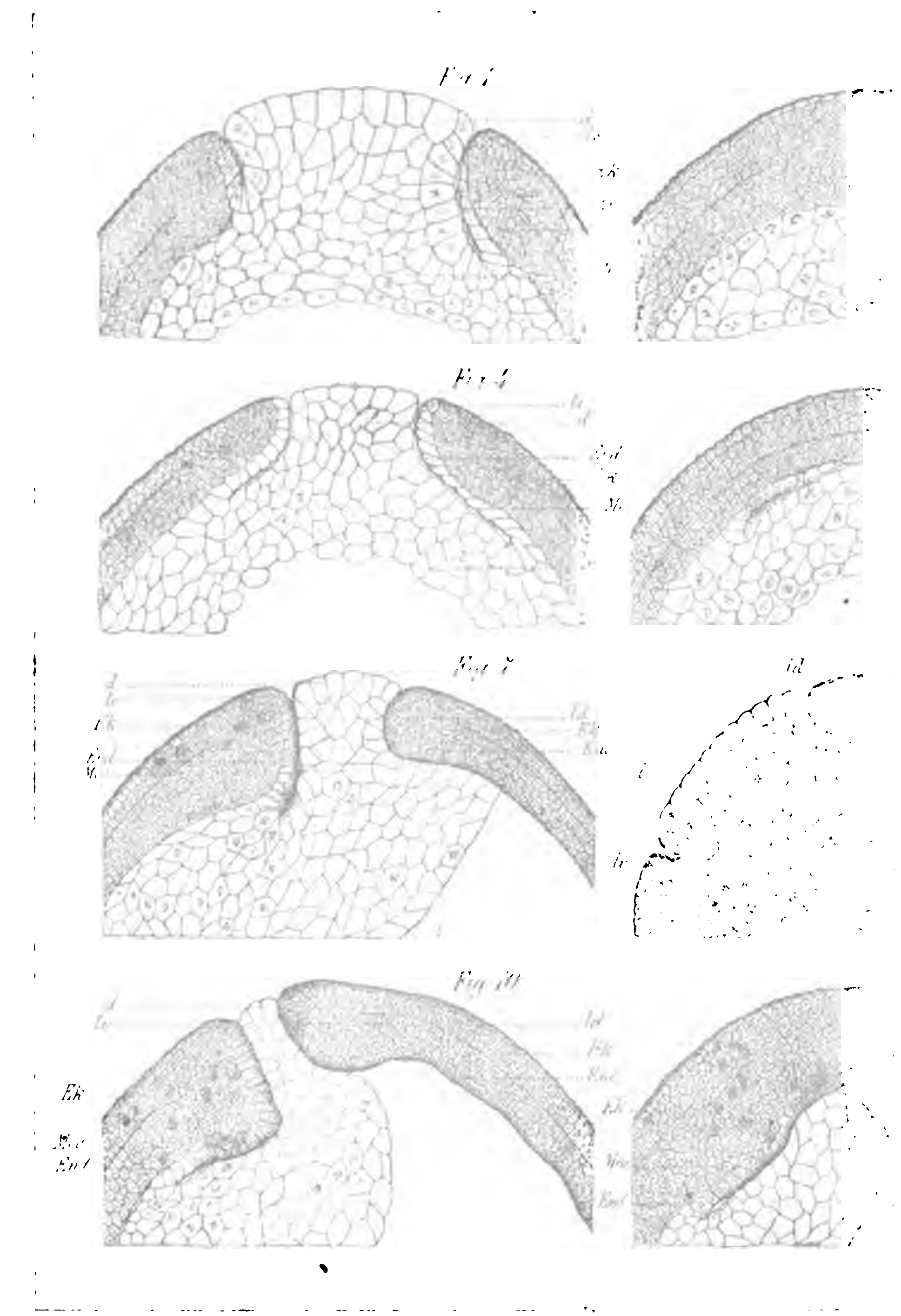
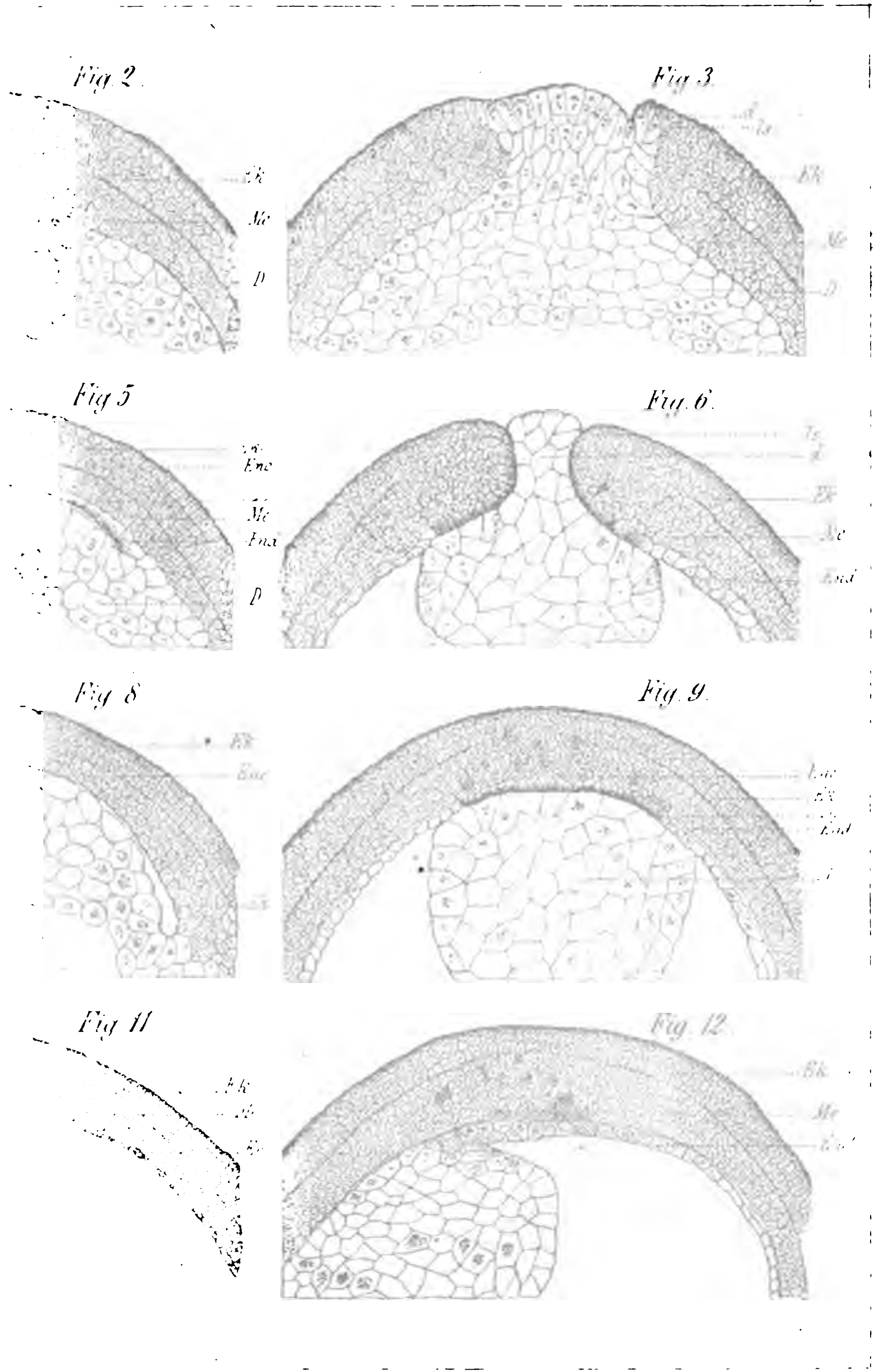


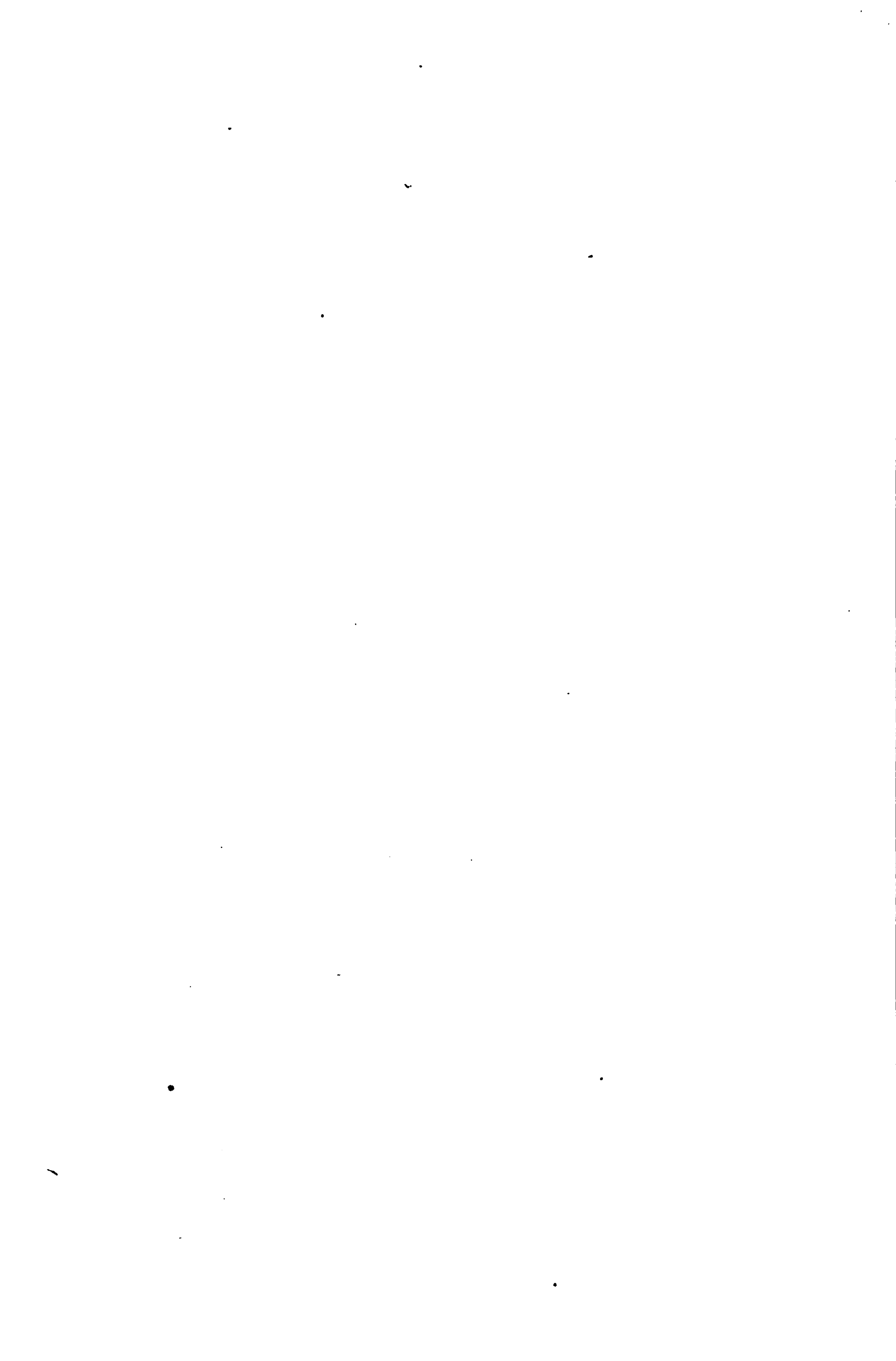
Fig 2.
Ek
Me
D
Fig 3
Ek
Me
D
Fig 5
Me
D
Fig 6
Fig 8
Ek
Fig 9
Ek
D
Fig 11
Fig. 12
Ek

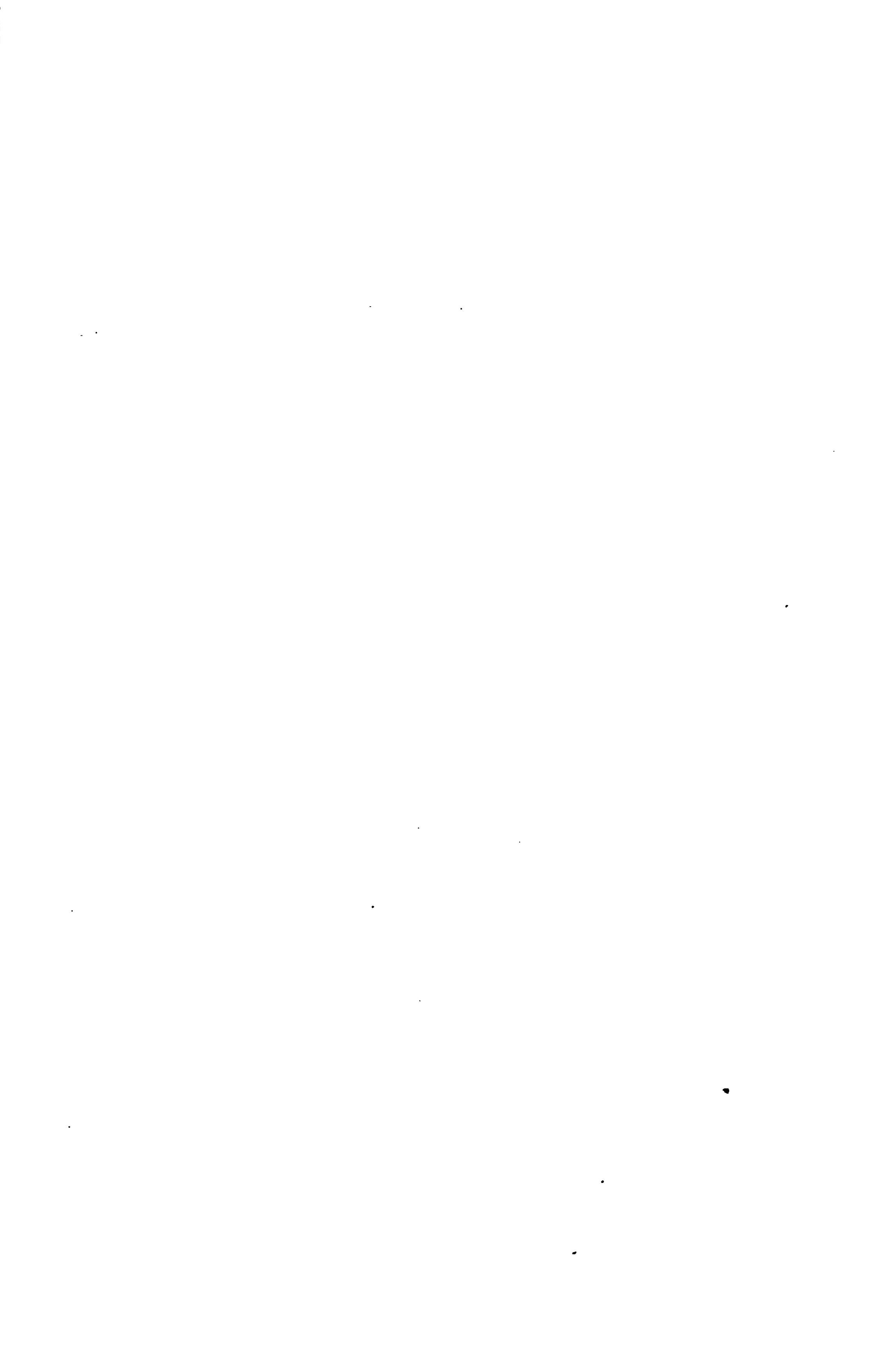







Fig. 2.
Ek
Me
D
Fig. 3.
Ek
Me
D
Fig. 5
Me
D
Fig. 6.
Ek
Me
End
Fig. 8
Ek
Fig. 9.
Fig. 11
Fig. 12
Ek
Me





Tafel VII.

Die Figuren 1—4 sind bei 80 facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1), die Figuren 5—8 und 13—14 bei Zeiss A. Oc. 1 gezeichnet. Die Figuren 9—12 sind bei 80 facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1) gezeichnet und dann etwas verkleinert.

Fig. 1. Frontalschnitt durch ein Ei mit erster Anlage der Medullarplatte und mit Rückenrinne. Schnitt geht durch das vorderste Ende der Chordaanlage.

Fig. 2. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Schnitt geht durch den mittleren Theil der Chordaanlage.

Fig. 3. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Schnitt geht durch das hintere Ende der Chordaanlage.

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Der Schnitt geht durch das vordere Ende der Chordaanlage einige Schnitte weiter nach vorn als der Schnitt der Figur 2.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Der Schnitt ist hinter dem Blastoporus durch das Ei hindurchgelegt.

Fig. 6. Der Schnitt ist durch den Blastoporus hindurchgelegt.

Fig. 7. Der Schnitt ist durch das Ei etwas vor dem Blastoporus hindurchgelegt.

Fig. 9—14. Frontalschnitte durch Eier, an welchen die Medullarwülste hervorzutreten beginnen.

Fig. 9. Schnitt durch Chordaanlage, welche noch beiderseits mit dem Mesoblast zusammenhängt.

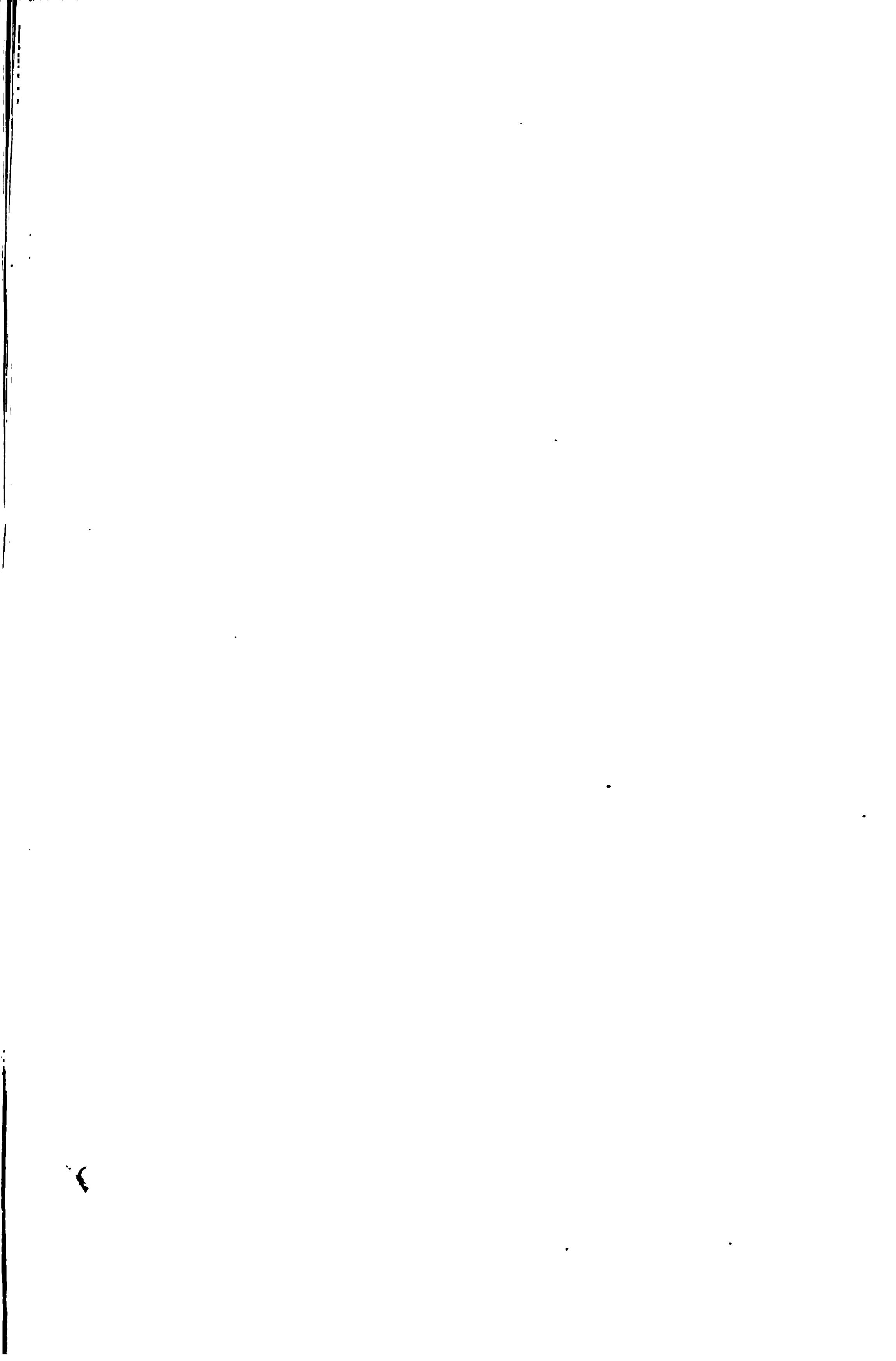
Fig. 10. Schnitt etwas weiter nach vorn durch die Chordaanlage, welche sich jetzt vom Entoblast vollständig abgeschnürt hat.

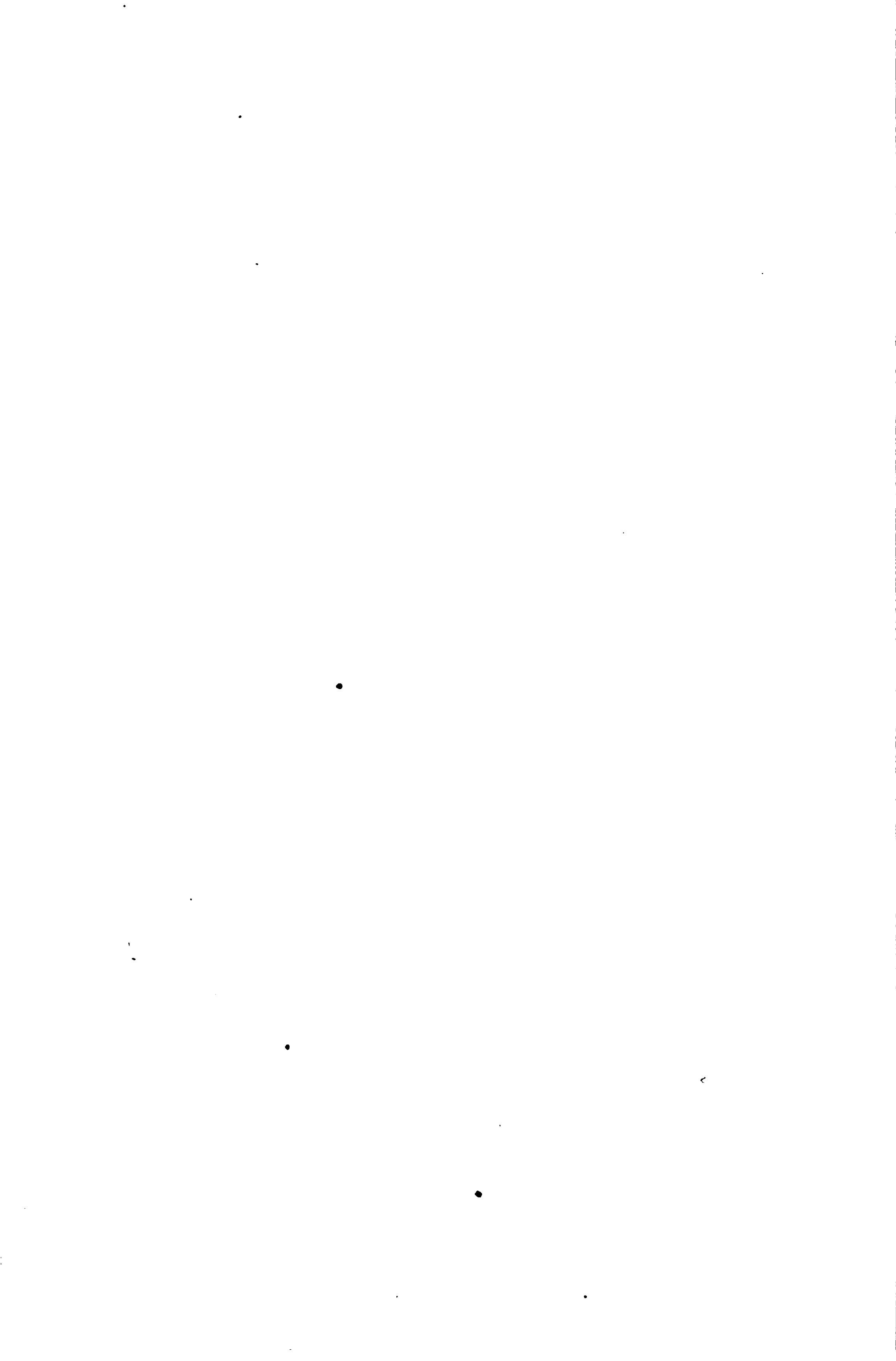
Fig. 11. Schnitt durch das hintere Ende der Chordaanlage.

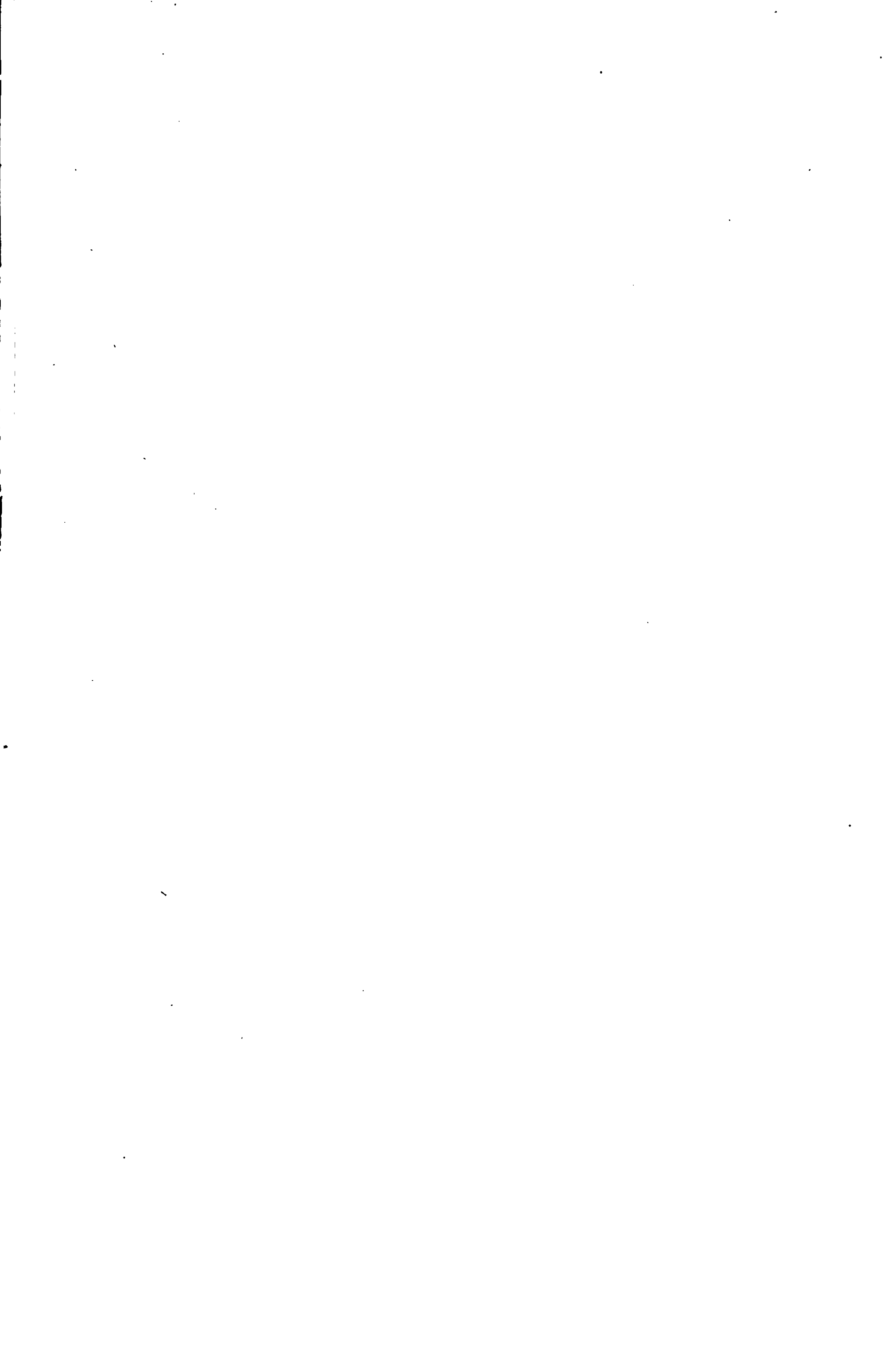
Fig. 12. Schnitt durch Blastoporus.

Fig. 13. Schnitt durch das Ei in einiger Entfernung hinter dem Blastoporus.

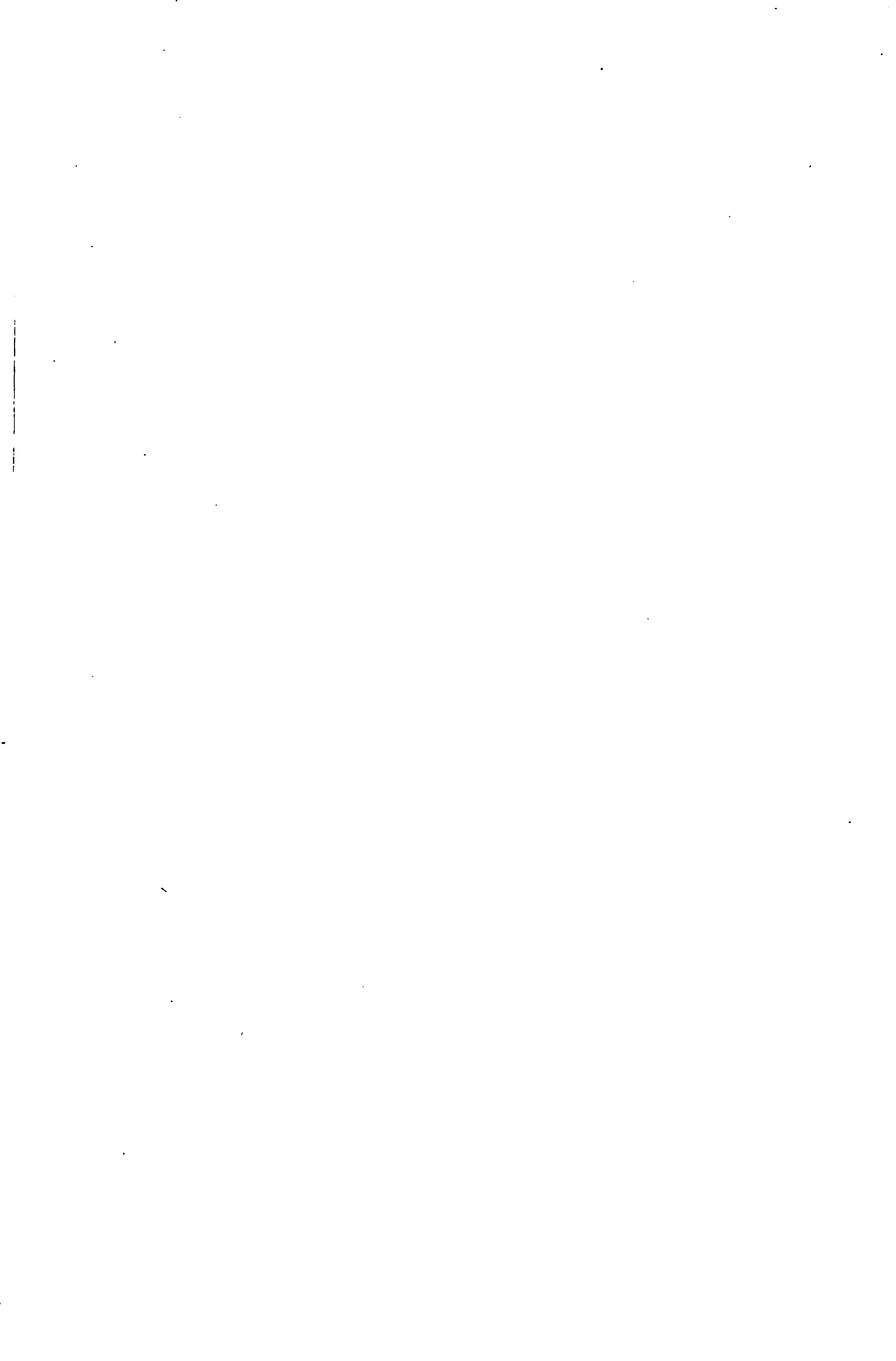
Fig. 14. Schnitt durch das Ei an der hinteren Verschlussstelle des Blastoporus.











Tafel VIII.

Alle Figuren sind bei 80facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1) mit dem Prisma gezeichnet. Die Schnitte sind durch Froscheier angefertigt, deren Medullarwülste weit erhoben sind und eine enge Medullarfurche umgrenzen. Der Kopftheil des Eies beginnt sich schon durch eine Furche vom übrigen Körper abzusetzen.

Fig. 1. Der Schnitt ist durch den Blastoporus geführt.

Fig. 2. Der Schnitt geht durch die vordere Verschlussstelle des Blastoporus.

Fig. 3. Der an Figur 2 nächst anschliessende Schnitt, in welchem sich die Chorda schon theilweise abzugrenzen beginnt.

Fig. 4. Einer der nächst folgenden Schnitte, auf welchem die Chorda vom Mesoblast abgelöst ist, aber noch mit dem Entoblast zusammenhängt.

Fig. 5. Der Schnitt ist in geringer Entfernung hinter dem Blastoporus durch das Ei hindurchgelegt.

Fig. 6. Schnitt durch die Aftergrube, welche sich in einiger Entfernung hinter dem Blastoporus entwickelt.

Fig. 7. Schnitt durch ein etwas weiter entwickeltes Ei, an welchem die Aftergrube sich mit dem Darm in Verbindung gesetzt hat.

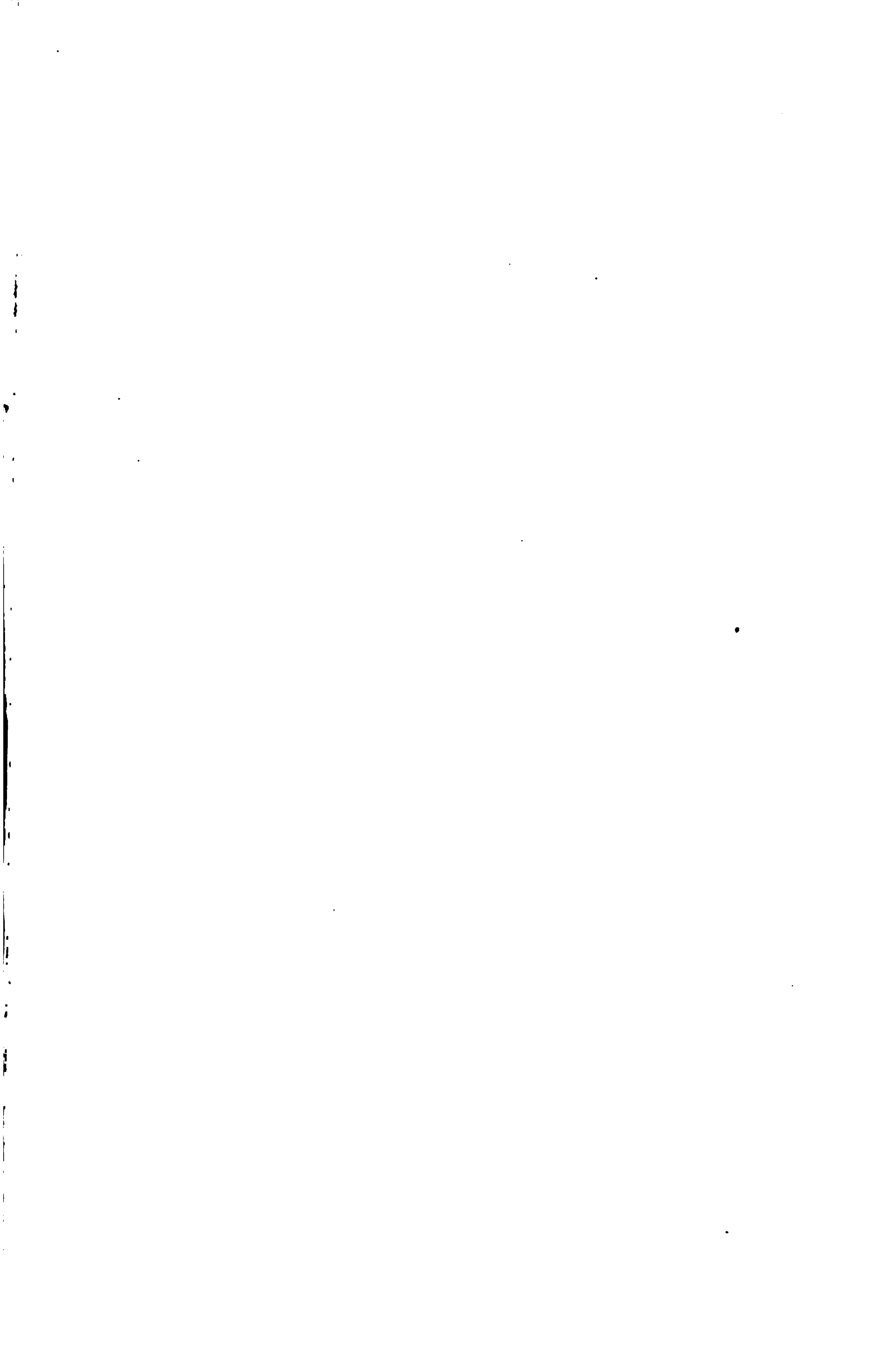
Fig. 8—11. Durchschnitte durch Eier, deren Medullarrinne im Verschluss begriffen ist.

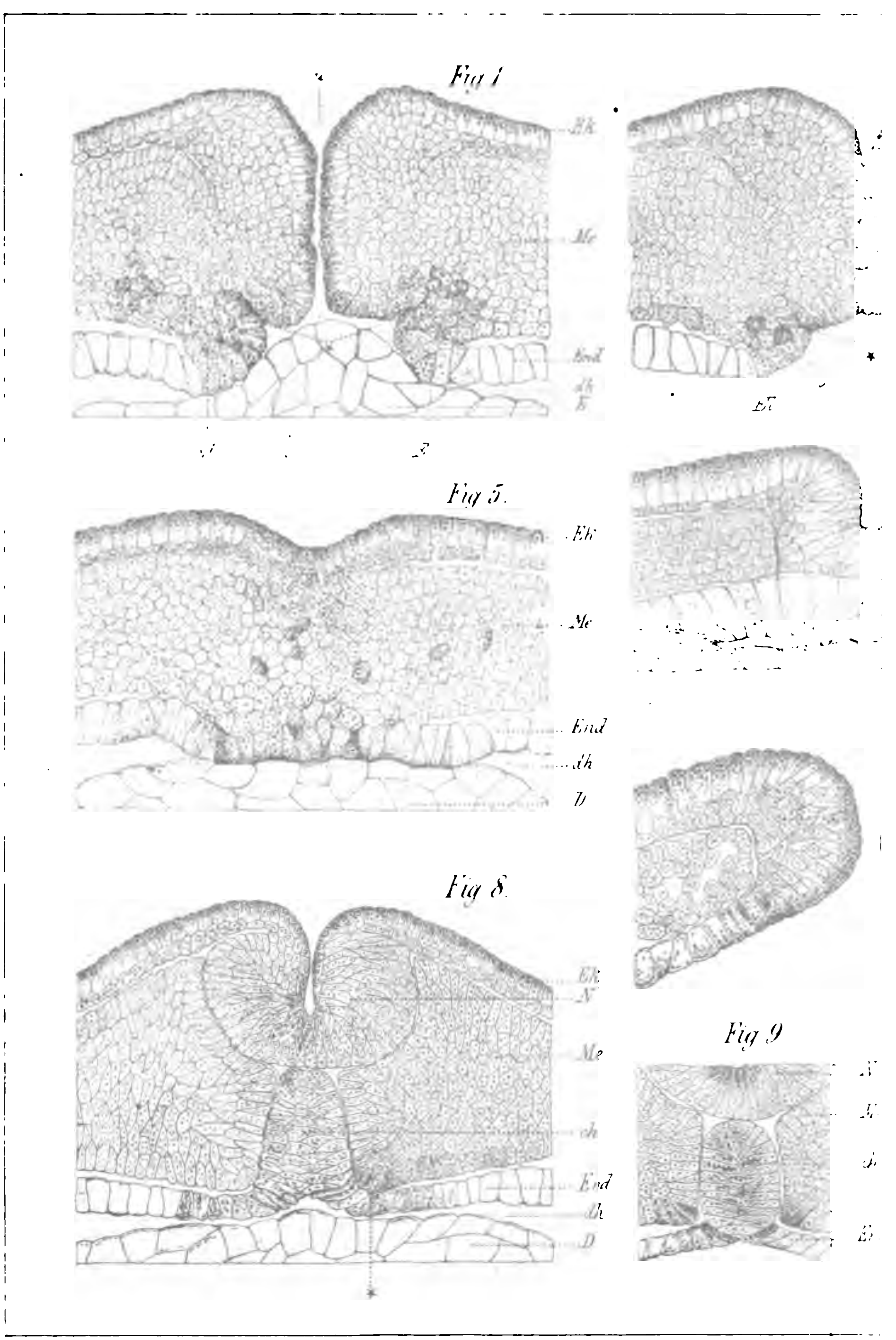
Fig. 8. Schnitt durch die Chorda in der Mitte der Medullarrinne, wo sie noch mit dem Entoblast in Verbindung steht.

Fig. 9. Schnitt durch die Chorda an der Stelle, wo sie sich vom Entoblast ablöst.

Fig. 10. Einer der nächstfolgenden Schnitte.

Fig. 11. Schnitt durch das vordere Ende der Chorda im Bereich des Kopftheils des Eies.





O. Hertwig fec.

Verlag v Gustav F

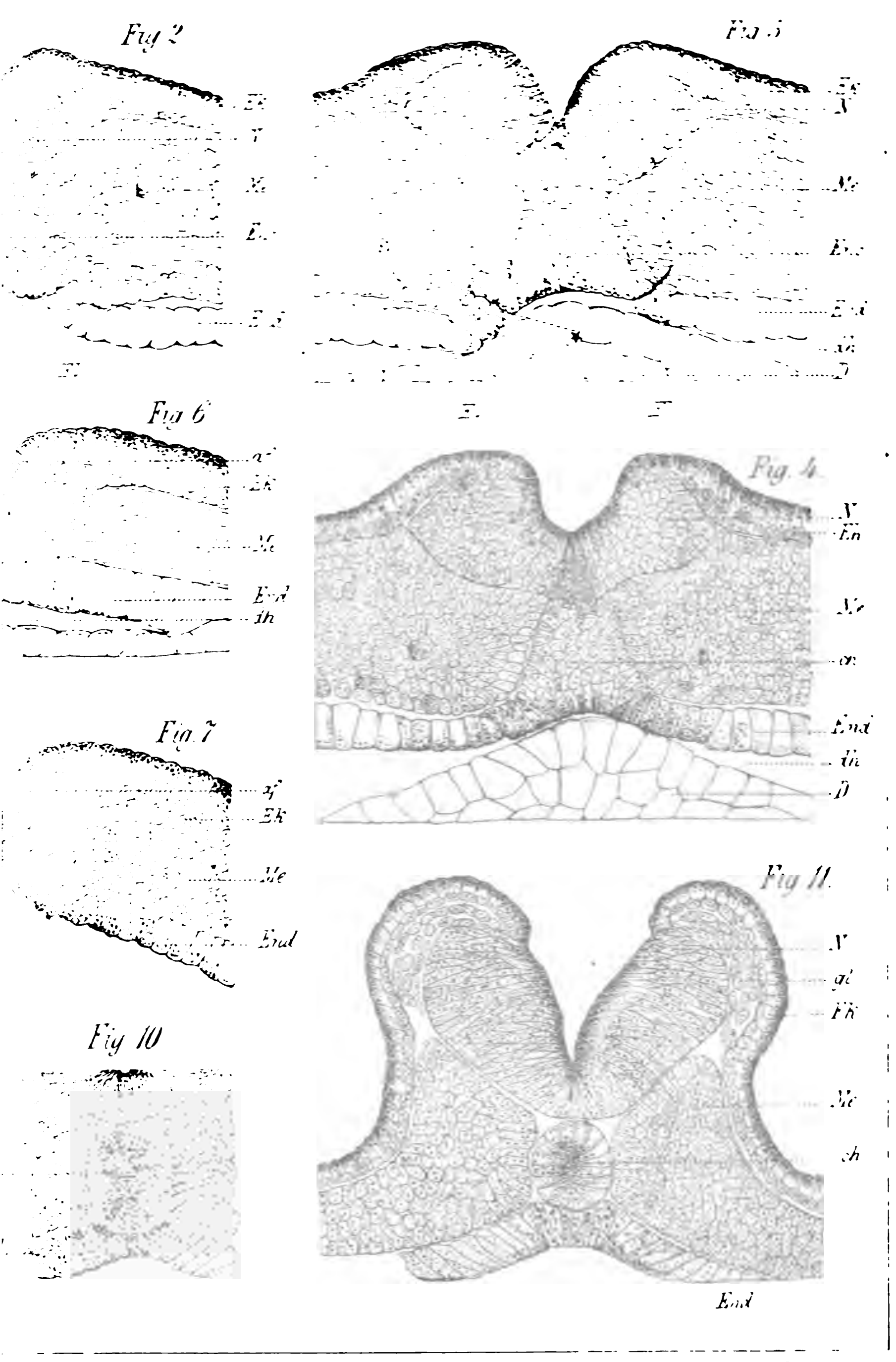
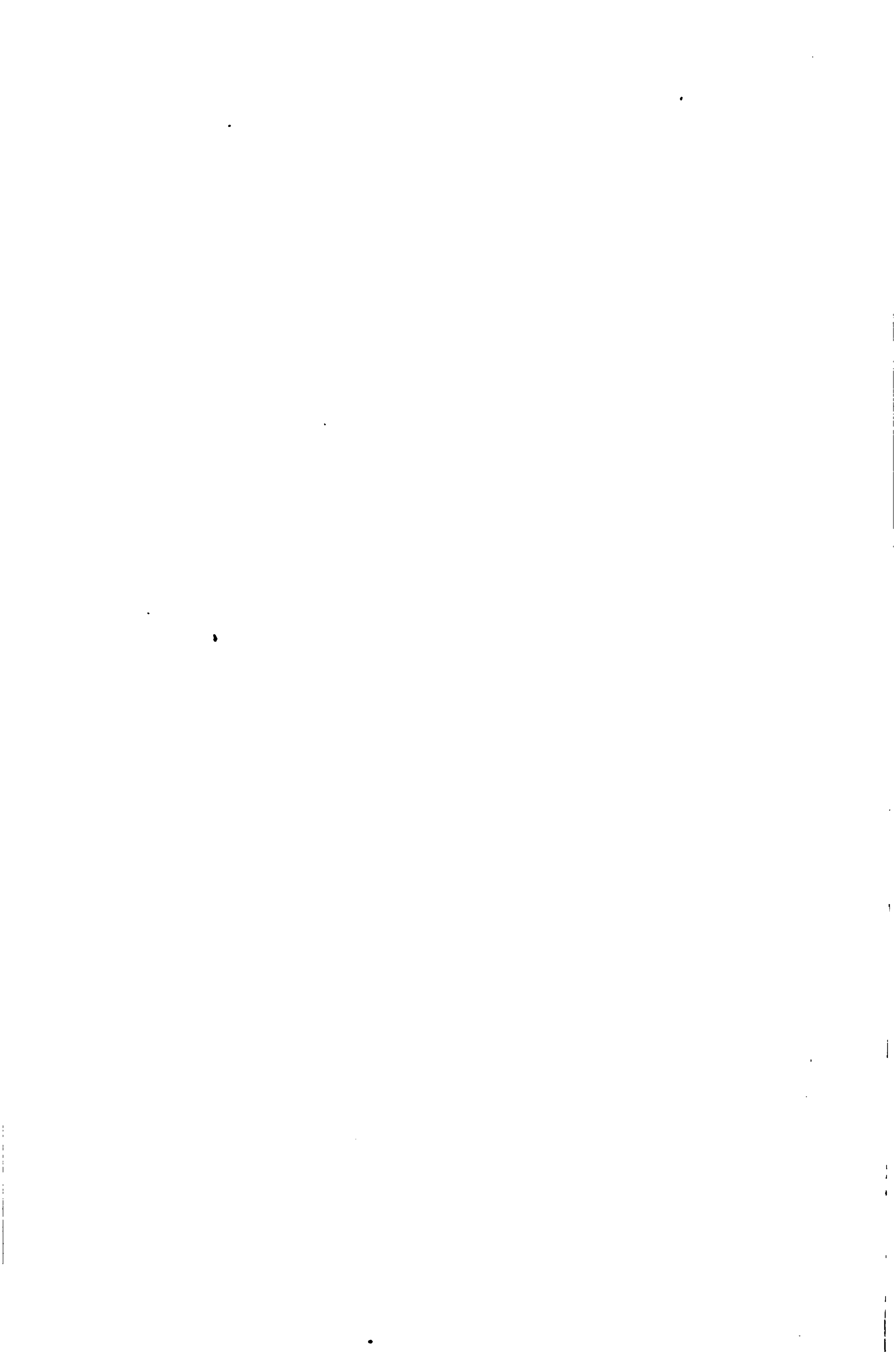
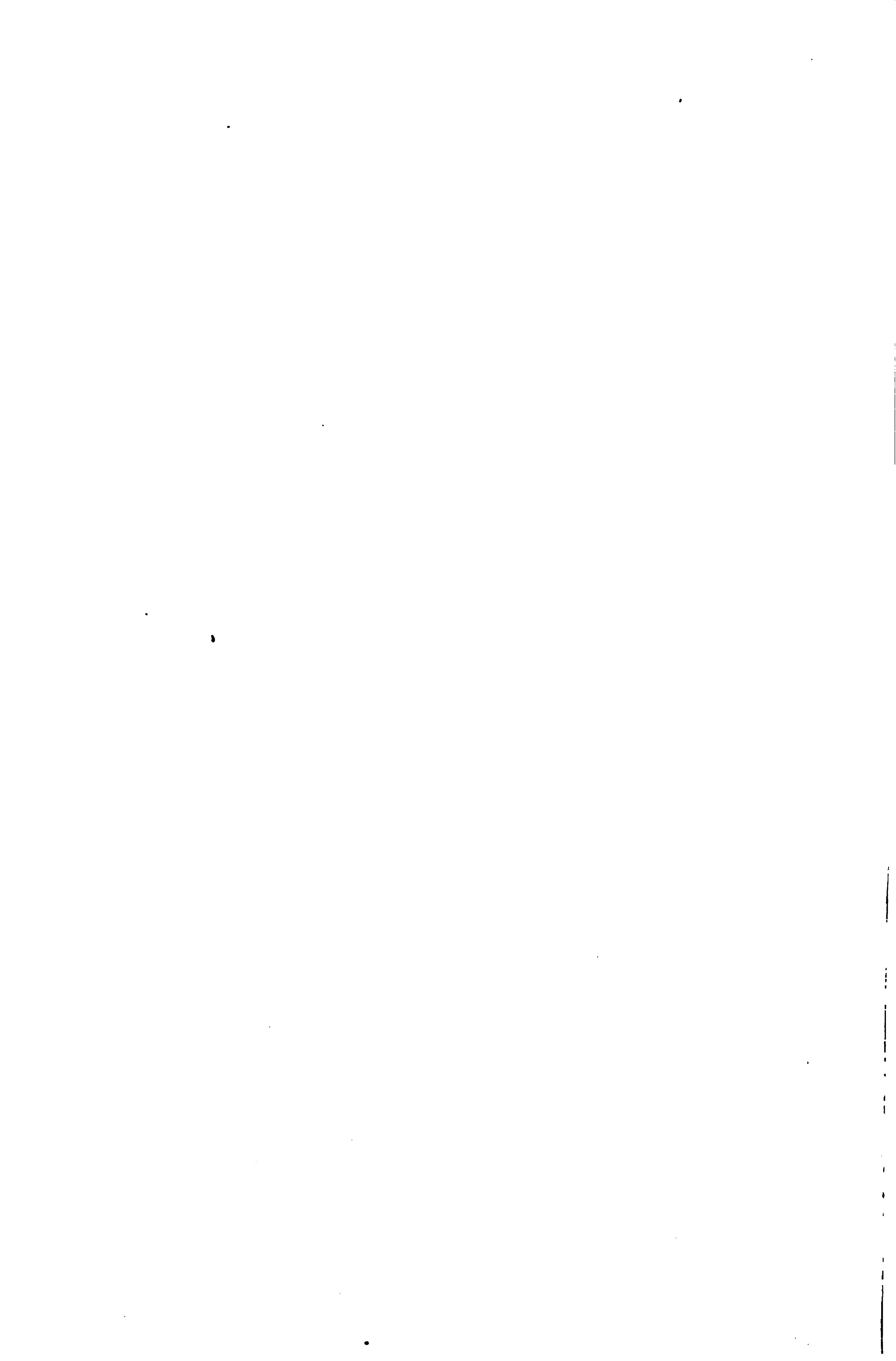
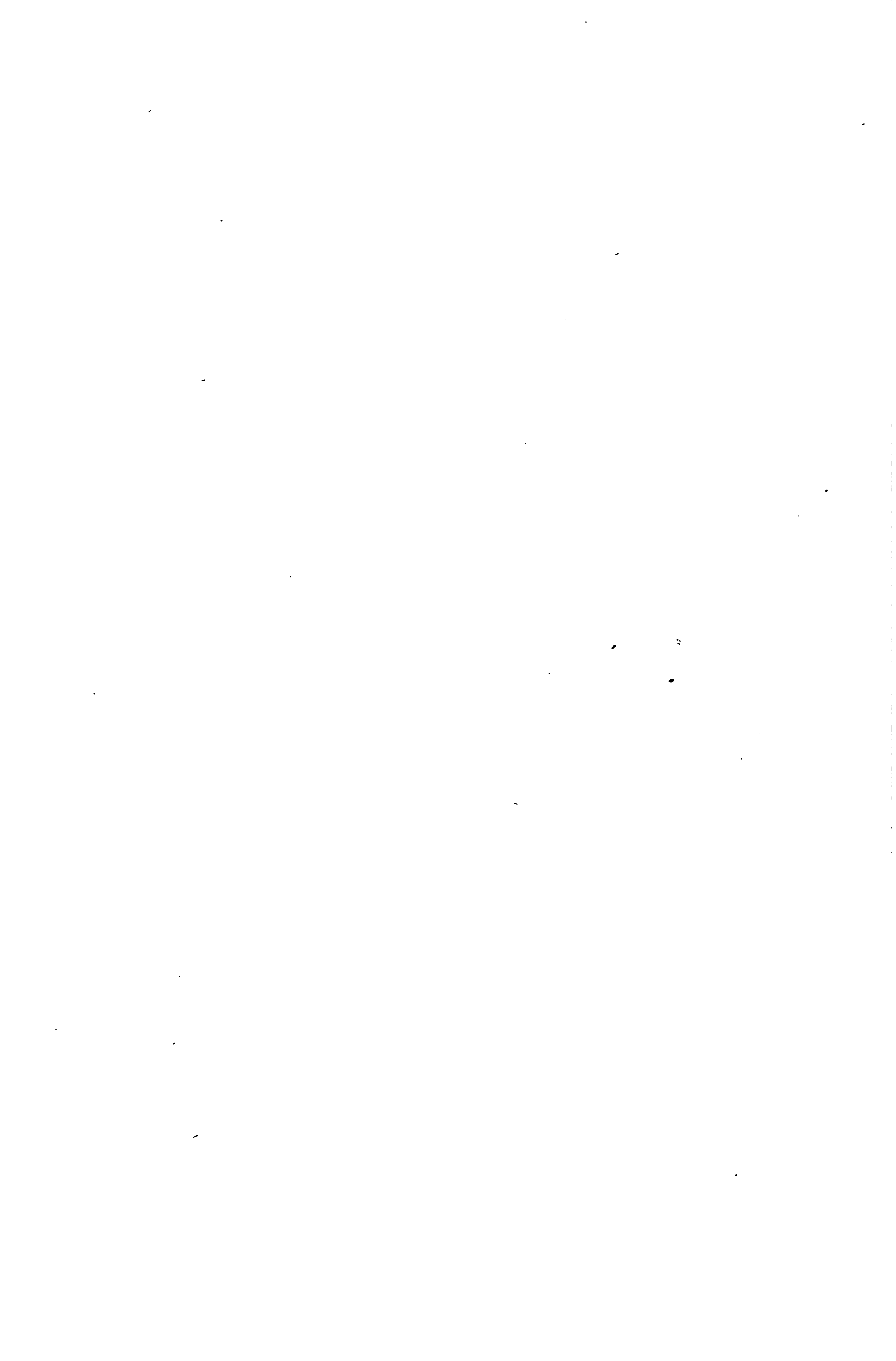


Fig 2
Fig 6
Fig 7
Fig 10
Fig. 4
Fig 11
En
End
ch
gl
Ek
Me









Tafel IX.

Copien von Bildern, welche die Entwicklung der Keimblätter der Reptilien, Vögel und Säugethiere erläutern sollen, aus den Schriften von Kölliker, Balfour, Strahl.

Fig. 1*a* u. 1*b*. Querschnitte durch Keimscheiben von Lacerta agilis mit deutlicher Primitivrinne. Copie nach Strahl. Beiträge zur Entwicklung der Lacerta agilis. Archiv für Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882. Taf. XV. Fig. 26 u. Fig. 31.

Fig. 1*a*. Untere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus.

Fig. 1*b*. Schnitt 3 vor der unteren Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus. Etwas älterer Embryo.

Fig. 2—4. Querschnitte durch die Keimblätter von Lacerta muralis. Copie nach Balfour. On the early development of the Lacertilia. etc.

Micr. Journ. Vol. XIX. N. S. Pl. XIX. Fig. 2 = Series B. Fig. 4. Fig. 3 = Series A. Fig 2. Fig. 4 = Series A. Fig. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Keimscheibe vom Hühnchen. Copie nach F. M. Balfour und F. Deighton.

A renewed study of the germinal layers of the chick. Quarterly journal of microscopical science. 1882.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von acht Tagen. Copie nach Balfour. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. pag. 201. Fig. 142.

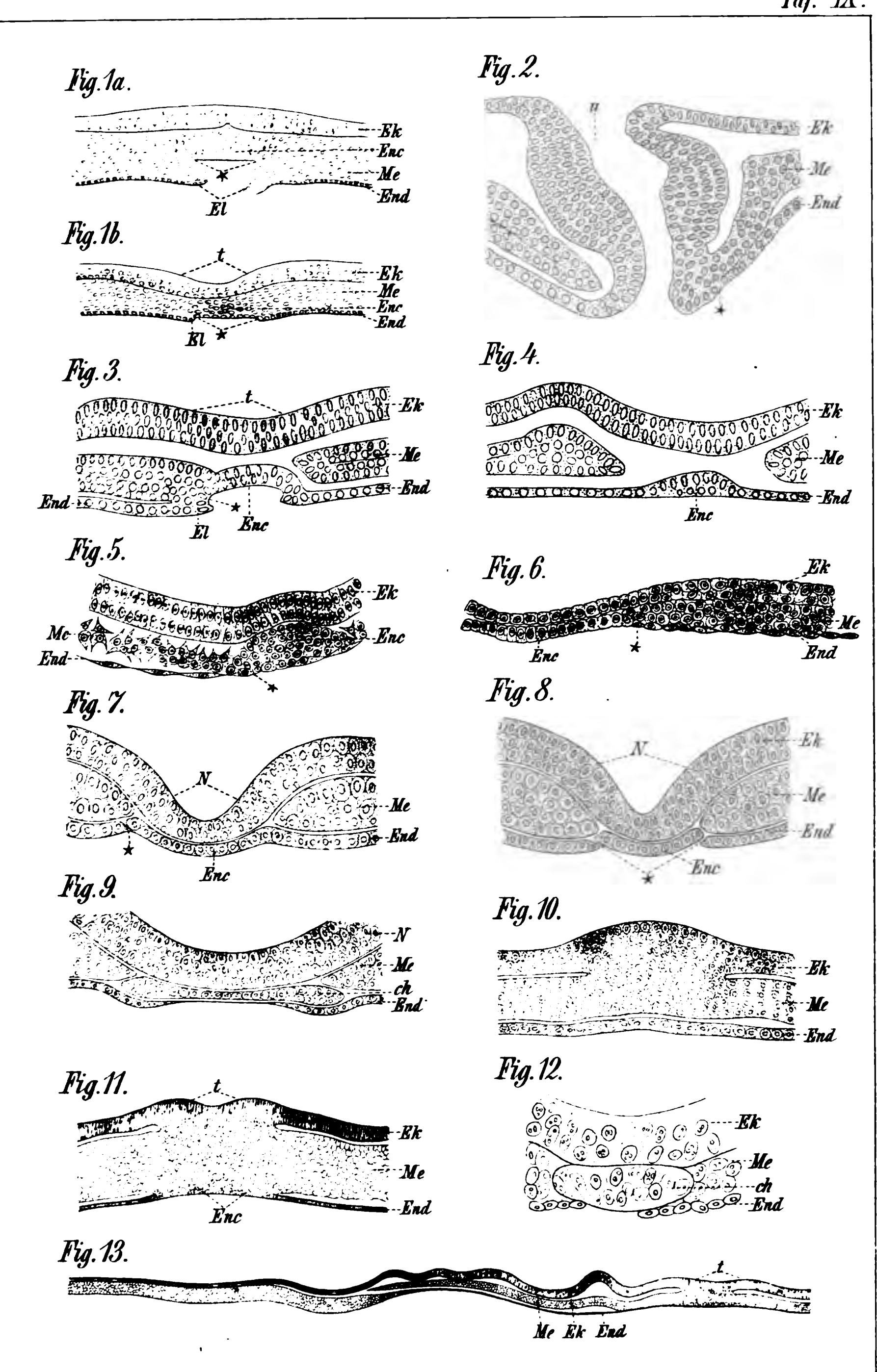
Fig. 7—10. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von 8 Tagen. Copien nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere. Fig. 7 = Fig. 189. Fig. 8 = Fig. 190. Fig. 9 = Fig. 195. Fig. 10 = Fig. 191.

Fig. 11. Querschnitt durch Primitivstreifen eines Hühnerembryo. Copie nach Kölliker. Entwicklunggsgeschichte des Menschen etc. Fig. 55.

Fig. 12. Querschnitt durch die Chorda-Anlage von Lacerta agilis. Copie nach Strahl. Beiträge zur Entwickl. v. Lacerta agilis. Archiv f. Anat. und Physiol. Anatom. Abtheilg. 1882. Taf. XV. Fig. 38.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. ca. 33mal. Copie nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. Fig. 68.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



Verlag v. Gustav Fischer, Jena



